Aus den Botanischen Anstalten der Universität Breslau.

Der Phototropismus der Lebermoosrhizoide

(Mit 26 Abbildungen im Text)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Breslau

vorgelegt von

Margarete Dassek
aus Breslau.

Breslau 1939

Referent: Prof. Dr. Joh. Buder.
Korreferent: Prof. Dr. Hub. Winkler.

Examen rigorosum: 29. Juni 1938.

Gedruckt mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Die Arbeit ist in Bd. 26, Heft 1 der „Beiträge zur Biologie der Pflanzen", Duncker & Humblot, Berlin NW 7 erschienen. Druck von R. Nischkowsky (v. Heydebrand), Breslau.

Der Phototropismus der Lebermoosrhizoide.

Von **Margarete Dassek**, Breslau.

A. Einleitung.

Kap. 1. Historische Vorbemerkungen, Ziele eigener Untersuchungen.

Die Lichtreizbarkeit der Brutknospenrhizoide[1]) ist seit PFEFFER (1871, S. 88) bekannt. Er schreibt: „Die Wurzelhaare sind sehr stark negativ heliotropisch und krümmen sich stets, gleichviel ob sie in vertikaler oder horizontaler Richtung hervorwachsen, sehr stark convex gegen einfallende Lichtstrahlen." An diese Beobachtung knüpft WEINERT (1909) an. Er prüft das Verhalten der Rhizoide verschiedener Arten bei starker und schwacher Beleuchtung und untersucht die Wirkung von rotem und blauem Licht. Auf die Ergebnisse dieser Arbeit werde ich in Kap. 6 und 9 ausführlich zu sprechen kommen. GERTZ (1926) glaubt die Angaben von WEINERT über die Wirkung der lang- und kurzwelligen Strahlen bestätigen zu können. LANGER (1919) bearbeitet die tropistischen Erscheinungen der Lebermoosrhizoide und stellt fest: „Schon eine schwache einseitige Beleuchtung vermag die durch die Schwerkraft hervorgerufenen Reaktionen aufzuheben" (S. 271). BUCH (1922) und GOEDECKE (1935) beschäftigen sich beinahe ausschließlich mit den Bewegungen der Thalli. Der Phototropismus der Brutknospenrhizoide bleibt in beiden Arbeiten unbehandelt.

Wenn auch die „Wurzelhaare" der Lebermoose zum Beispiel den Sporangienträgern von Phycomyces in vielen Punkten als Versuchsobjekte unterlegen sind — sie wachsen bedeutend langsamer, sind überaus empfindlich gegen eine auch nur geringfügige Abnahme der Luftfeuchtigkeit, sehr klein und zart, reagieren nicht

---

[1]) Im botanischen Schrifttum wird häufig die Mehrzahl „die Rhizoid e n" gebraucht. Das ist aber sprachlich nicht zu rechtfertigen; man denke an Alkaloide und Lipoide oder Phylloide und Cauloide!

so rasch auf Lichtreize usw. —, so besitzen sie doch andererseits auch manche Eigenschaften, die sie für bestimmte Versuche als besonders geeignet erscheinen lassen.

Ich beschränkte mich in meinen Experimenten fast ausschließlich auf die Untersuchung der Brutknospenrhizoide von Marchantia polymorpha und Lunularia cruciata und verfolgte dabei zunächst folgende Ziele:

1. Methoden auszuarbeiten, die es erlauben, mit den zarten Organen sicher zu experimentieren und den Ablauf der Reaktionen auch bei stärkeren Vergrößerungen zu beobachten.

2. Die phototropischen Reaktionen festzustellen, die bei Dauerbestrahlung mit Weißlicht verschiedener Intensität ausgeführt werden.

3. Die Wirksamkeit farbigen Lichtes mit Hilfe geeigneter Schott-Filter zu prüfen.

4. Die Lichtwachstumsreaktionen der Rhizoide zu ermitteln.

5. Die Wirkung scharf begrenzter Partialbeleuchtung zu verfolgen und mit dieser Methode auch die Lage und Ausdehnung der lichtempfindlichen Zone zu bestimmen.

Die Untersuchungen wurden 1937 auf Anregung von Herrn Prof. Buder begonnen und unter seiner Leitung in den Botanischen Anstalten der Universität Breslau durchgeführt. Ich möchte ihm auch an dieser Stelle für die meinen Arbeiten gewährte Förderung meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

B. Versuchsmaterial und Anzucht der Brutkörper.

Kap. 2. Versuchsmaterial und seine Kultur.

Bevor ich mit der Wiedergabe der unternommenen Versuche und erhaltenen Ergebnisse beginne, seien einige allgemeine Bemerkungen über das Versuchsmaterial vorausgeschickt.

Die Lunularia-Kulturen, mit denen ich experimentierte, gehen zurück auf Stämme, die die Ericaceen-Töpfe in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens vor dem jährlichen Umtopfen in dichten, mit Brutknospen verschwenderisch besetzten Rasen überziehen. Marchantia polymorpha wird ständig in den Breslauer Botanischen Anstalten kultiviert, wies aber, gerade als ich meine Versuche begann, nur verschwindend wenige Brutkörper auf. Zwei aus Greifswald bezogene Rasen lieferten mir ein überaus reichliches

und, was die weibl. Pflanzen anbetrifft, äußerst dankbares Versuchsmaterial.

Einige Worte über die Kulturen, die ich von diesem Ausgangsmaterial anlegte:

Flache Tonschalen (Höhe 3½ cm, lichte Weite 14 cm) wurden mit einer 1—1½ cm hohen Schicht Erde gefüllt und diese mit einer ½ cm dicken Lehmlage überstreut. Die mit flachen Glasschalen überdeckten Kulturgefäße kamen nun in den Dampftopf, wo sie 1—1½ h einer Temperatur von 100° ausgesetzt waren. Nach ihrem völligen Abkühlen erfolgte die Bepflanzung: Mehrfach in sterilisiertem Teichwasser gereinigte Thallusspitzen wurden dem feuchten Boden leicht angedrückt. — Nur in wenigen Fällen zog ich meine Kulturen aus Brutknospen selbst. Der Grund, der diese Anzuchtsmethode als weniger geeignet erscheinen ließ, lag in der Länge der Zeit, die die Brutkörper benötigten, um zu Rasen mit Brutbechern heranzuwachsen. — Um eine zu starke Zunahme der Luftfeuchtigkeit in den Kulturnäpfen und ein dann leicht auftretendes Wuchern von Vaucheria zu vermeiden, ruhten die Glasschalen auf drei Reitern aus verzinktem Eisendraht, die dem Rand der Tongefäße aufsaßen. Die Kulturschalen wurden von unten mit Wasser getränkt, um eine Ansammlung von Wasser in den Brutbechern zu verhindern.

Die so angepflanzten Thalluslappen von Marchantia kamen in einem geeignet erscheinenden Gewächshaus mit mäßiger Temperatur (15—20°) zur Aufstellung. Auf ständig feucht gehaltenen, im Halbschatten befindlichen Schlackensteinen bot sich eine überaus günstige Gelegenheit, die Kulturen selbst ohne Überdeckung mit Glasschalen — infolge der ausreichenden Luftfeuchtigkeit — gesund und kräftig zu erhalten. Nach 1½—2 Monaten waren sie zu saftig-grünen Rasen ausgewachsen, die reichlich Brutbecher mit gesunden Brutkörperchen gebildet hatten.

Lunularia wurde in einem kälteren und schattigeren Gewächshaus kultiviert. Auch FITTING (1935, S. 341) weist darauf hin, daß dieses Moos stärker als Marchantia den Charakter einer Schattenpflanze hat. In Abständen von 2—3 Monaten setzte ich von den alten Rasen in der beschriebenen Weise neue Kulturen an.

Während der Sommermonate benutzte ich auch vielfach Material, das sich im Botanischen Garten in erfreulicher Üppigkeit angesiedelt hatte. Ich machte immer wieder die Feststellung, daß sich die Rhizoide von Brutkörpern aus dem Gewächshaus und solchen aus dem Freiland grundsätzlich gleich verhielten. Es standen daher der Verwendung wildgewachsener Rasen keine Bedenken entgegen. Auch das physiologische Verhalten der Thalli von Freilandmaterial liefert nach FITTING [2]) (1936, S. 723) keine anderen Ergebnisse als die Gewächshauskeime.

---

[2]) FITTINGs ausführliche Arbeiten (1935, 1936, 1937a, 1937b, 1938) untersuchen eingehend den Einfluß äußerer Faktoren auf die Ausbildung des Thallus aus den scheinbar morphologisch und physiologisch isolateralen Brutkörpern und bringen eine überraschende Klärung vieler bis dahin strittiger Fragen. Da FITTING in seiner Darstellung ganz andere Ziele verfolgte, ist es verständlich, daß er das Wachstum der Rhizoide aus seinen Betrachtungen von vornherein ausschließt (1935, S. 334).

Im Verlaufe der Untersuchungen zeigte es sich, daß Moose, die auf nicht sterilisierter Gartenerde ohne Lehmdeckschicht angepflanzt waren, vielfach noch freudiger gediehen. Ich ging daher zu dieser so überaus einfachen Anpflanzung über. Ferner warf ich die ängstliche Sorge über Bord, in den einzelnen Schalen nur das jeweilige thallöse Lebermoos ohne fremde Beimengung zu züchten. Marchantia gedeiht zum Beispiel in Mischrasen mit Funaria hygrometrica nicht nur in der freien Natur, sondern auch im Gewächshaus besonders erfreulich. Eine Ansiedlung von Vaucheria, Pilzen oder sonstigen Schädlingen trat in diesen Mischkulturen nie auf.

Neben Lunularia cruciata und Marchantia polymorpha aus Greifswald zog ich regelmäßig noch eine Menge anderer Marchantia-Rasen von extrem verschiedenen Standorten auf. Ich werde auf die Gründe hierfür in Kap. 11 zu sprechen kommen. Das ursprünglich unterschiedliche Aussehen der verschiedenen Rasen verliert sich im Gewächshaus bei den gleichen Kulturbedingungen sehr rasch, und die Kulturen zeigen bald einen einheitlichen Habitus.

Kap. 3. Vorversuche zur Aufzucht der Rhizoide.

a) Feststellung einer günstigen Nährlösung.

Die Voraussetzung für ein erfolgreiches Arbeiten lag darin, für die zur Verfügung stehenden Brutknospen aus den Schalenkulturen durch orientierende Vorversuche die bestmöglichen Wachstumsbedingungen festzustellen. Dabei kam es mir nur auf die Bildung und das Wachstum der Rhizoide an und nicht auf die Ausgestaltung der Thalli.

Eine Kultur auf einem sorgfältig von allen Trübungen gereinigten Agar, wie ihn FITTING (1935) und andere für die Kultur der Brutkörper benutzten, war für meine Untersuchungen ungeeignet. Daher galt es zunächst, so weit das möglich ist, unter Gleichhaltung aller übrigen Außenbedingungen, eine geeignete Kulturflüssigkeit zu finden.

Keine Schwierigkeiten bereiteten die in Luft wachsenden Rhizoide. Die Brutkörper wurden auf der Unterseite eines Fließpapierstreifens, der mit einem Ende in Wasser tauchte, so ausgesät, daß sich die Rhizoide frei in einem dampfgesättigten Raum entwickeln konnten. Sie boten grundsätzlich ein ähnliches Bild zufriedenstellenden Wachstums, ganz gleich, ob das Fließpapier Leitungswasser, Knopsche Nährlösung, destilliertes Wasser oder Teichwasser zu den Brutknospen leitete. Die Reservestoffe reichten also offensichtlich aus, um den Bedarf an Nährstoffen für einige

Tage völlig zu decken. Diese Beobachtungen stehen nicht etwa im Gegensatz zu den Erfahrungen anderer Forscher (BENECKE, 1903, S. 23; EHRING, 1934, S. 12; FITTING, 1937 b, S. 263); denn bei ihnen handelte es sich entweder um wesentlich längere Zeitabschnitte oder die Entwicklung der Thalli, während es bei mir nur auf die Rhizoide ankam.

Nicht ganz so einfach gestaltete sich die Anzucht der auf Wasser ausgesäten Brutknospen. Hier zeigten sich erhebliche Unterschiede im Wachstum der Haare je nach der Beschaffenheit der Flüssigkeit. So wiesen die in Leitungswasser und in ganz verstärktem Maße die in aqua dest. kultivierten Rhizoide regelmäßig störende Wachstumsanomalien auf: Sie erreichten nur eine minimale Länge und stellten, nachdem ihre Spitzen oft zu unförmigen Gebilden deformiert waren, ihr Wachstum ein. Abb. 1 (Protok. Nr. 269) zeigt solche, in destilliertem Wasser entstandene Mißbildungen

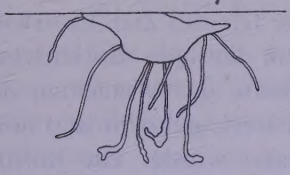


Abb. 1.

Mißbildungen der Rhizoide von Lunularia in aqua destillata, 33 Stunden nach der Aussaat.

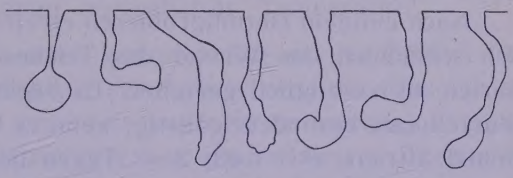


Abb. 2.

Bildungsanomalien der Rhizoidspitzen von Lunularia bei Kultur in dest. Wasser nach O. GERTZ (1918).

bei Lunularia 33 Stunden nach der Aussaat. Diese Erscheinung wurde des öfteren beobachtet; sie ist in der Literatur in einigen ausführlichen Arbeiten, die die Entwicklungsphysiologie der Brutkörper und Rhizoide behandeln, besprochen worden:

BENECKE (1903, S. 23) kommt zu dem Schluß, „daß das Wasser schlechthin wegen seines Mangels an gelösten Stoffen das normale Rhizoidwachstum verhindert". GERTZ (1918), der BENECKEs Arbeit nicht zitiert, hat die Bildungsabweichungen der Rhizoide von Lunularia studiert und mit einigen instruktiven Bildern belegt. Abb. 2 zeigt anomale Rhizoidtypen bei Kultur in dest. Wasser nach GERTZ (1918, S. 143). Er führt sie auf die oligodynamische Wirkung geringster Spuren von Kupfer zurück. „Wird nämlich das Wasser unter Anwendung von Fließpapier als Adsorbens entgiftet, so treten die betreffenden Anomalien nicht auf; wenn aber ein so vorbehandeltes Wasser mit etwas Kupfer-

blech beschickt wird, dann sind sie wiederum da." (S. 148) [3]). Daß die Kupferspuren aber nicht der einzige Grund für solche und ähnliche Mißbildungen sein können, geht aus den Untersuchungen von EHRING (1934) hervor, der die Arbeiten von GERTZ anscheinend nicht kannte. Er konnte auch in reinstem dest. Wasser „blasiges Auftreiben der Rhizoidspitzen und schraubige Windung der Rhizoide" beobachten (S. 14). Er stellt eine Steigerung der schädlichen Wirkung mit dem Reinheitsgrade des dest. Wassers fest und glaubt die Giftwirkung von den H- und OH-Ionen des Wassers hervorgerufen (S. 20).

Ich habe in einigen Vorversuchen Gelegenheit gehabt, ähnliche Mißgestaltungen zu beobachten; doch kam es mir weniger darauf an, die Ursachen für diese Anomalien genauer zu analysieren als vielmehr darauf, eine s o l c h e Kulturflüssigkeit ausfindig zu machen, in der sich völlig glatte, wachstumsfreudige und daher für phototropische Versuche brauchbare Rhizoide entwickelten.

Nach einigem Herumprobieren erreichte ich dies Ziel. Es erwies sich schließlich das Wasser des Teiches im hiesigen Botanischen Garten als vorzüglich geeignet. Es beeinflußte das Wachstum der Wurzelhaare besonders günstig, wenn es filtriert, gekocht und noch einmal filtriert, erst nach 2—3 Tagen benutzt wurde. Die Kulturflüssigkeit befand sich immer in Langhals-Stehkolben aus Jenaer Geräteglas 20. Der Teich, dessen Wasser ich verwandte, erhält ständig Zufluß von der Oder. Der p_H-Wert des frischgeschöpften Wassers betrug 7,6. Zum Vergleich fand ich im Schrifttum nur eine Angabe. LILIENSTERN (1927, S. 447) benutzte zur Kultur von Marchantia-Thalli eine Nährlösung mit einem p_H-Wert von 6,8.

Pflanzte ich auf der filtrierten und gekochten Flüssigkeit nach völligem Abkühlen sofort die Brutkörper aus, so traten auch hier Wachstumsstörungen auf. Erklärungsmöglichkeiten hierfür wären:

1. Der Sauerstoffmangel der eben gekochten Lösung.
2. Irgendwelche für das Wachstum schädliche Stoffe, die erst nach geraumer Zeit unwirksam wurden.

Ich habe bis jetzt Abstand davon genommen, der Beantwortung dieser Frage nachzugehen. Es genügte mir zunächst, in dem ge-

---

[3]) In einer umfassenderen Arbeit, die die vorhandene Literatur weitgehend berücksichtigt, untersucht GERTZ (1926) die Orientierung der austreibenden Brutknospenrhizoide unter dem Einflusse einer in mannigfacher Weise abgeänderten Umwelt. Die bei Kultur in dest. Wasser festgestellten Anomalien und die für sie geltend gemachten Erklärungen sind die gleichen, wie 1918 mitgeteilt.

kochten, filtrierten und abgestandenen Teichwasser eine Kulturflüssigkeit gefunden zu haben, die die an sie gestellten Bedingungen völlig befriedigend erfüllte: Sowohl die an feuchtem Fließpapier hängenden, als die auf Wasser ausgesäten Brutknospen trieben gesunde, kräftig auswachsende Rhizoide. Sie wuchsen sogar in Wasser rascher und freudiger als in feuchter Luft. Ich erwähne dies, weil LANGER (1919, S. 262) zu anderen Ergebnissen gelangt ist. Hinweisen möchte ich hier noch auf eine Arbeit von SCHOENE (1906), der das Wachstum von Laubmoosrhizoiden in Flüssigkeiten untersucht hat. Auf Regenwasser beobachtete er Hemmungsbildungen (S. 308). Die in dest. Wasser wachsenden Wurzelhaare zeigten fast nur Auftreibungen und Mißbildungen (S. 309). Lange (bis $1^1/_2$ cm), kräftig austreibende Rhizoide waren erst bei Aussaat der Sporen auf Brunnenwasser zu beobachten.

b) Feststellung einer vorteilhaften Temperatur.

Das Ziel der nun folgenden Versuche war es, den Einfluß der Temperatur auf die Schnelligkeit des Auswachsens der Rhizoide zu prüfen und die am besten geeignete ausfindig zu machen. Die auf Teichwasser ausgesäten Brutkörper wurden zu diesem Zwecke in verschiedenen Räumen und in diesen an mehreren Stellen, deren Temperaturen sich um einige Grade unterschieden, untergebracht. Infolge der nicht gleichen Helligkeiten an den verschiedenen Standorten lassen sich aus diesen Versuchen keine strengen Gesetzmäßigkeiten herleiten; doch kann man aus ihnen wohl ein orientierendes Bild gewinnen.

Ganz allgemein zeigte sich zunächst, daß auf das Auswachsen der Haare niedere Temperaturen hemmend, höhere fördernd wirkten. Als erster wies PFEFFER (1871, S. 80) darauf hin; BENECKE (1903, S. 25/26), DACHNOWSKI (1907, S. 257) und FÖRSTER (1927, S. 334) bestätigten es später. — Von mir geprüft wurden Temperaturen zwischen 6—27,5°. Gleichmäßig und gut gewachsen waren die Rhizoide bei 20—23,5°.

Zum Vergleich seien hier die Wärmegrade genannt, die in der Literatur angegeben sind. HABERLANDT (1889, S. 3) führte seine Beobachtungen bei 20° durch. BENECKE (1903, S. 25) gibt als günstige Temperatur für das Rhizoid-Wachstum 24° an. BISCHOFF (1913, S. 5) nennt eine Temperatur zwischen 18—22°, LANGER (1919, S. 262) ließ die Haare der Brutkörper bei 16—20° auswachsen. GERTZ (1926) hielt seine Kulturen im Dunkelzimmer

bei einer zwischen 20—25° schwankenden Temperatur. FITTING (1935, S. 342) hatte seine Agarplatten mit den aus Brutknospen auswachsenden Thalli im Gewächshaus bei 16—25° aufgestellt.

c) Feststellung einer geeigneten Beleuchtung.

Die nächsten Untersuchungen galten dem Einfluß der Beleuchtung, einem Faktor, dessen Wirkung auf das Auswachsen der Wurzelhaare oft bearbeitet und viel umstritten worden ist.

PFEFFER (1871, S. 80) schreibt: „Im Dunklen entwickeln die Brutknospen entweder gar keine oder doch nur spärliche Wurzelhaare." „Ein gewisses Maß von Beleuchtung ist notwendig, um eine kräftige Produktion von Wurzelhaaren hervorzurufen" (S. 93). Zur gleichen Einsicht kommen ZIMMERMANN (1882, S. 666), HABERLANDT (1889, S. 2), DACHNOWSKI (1907, S. 256), BISCHOFF (1913, S. 2) [4]). BENECKE (1903, S. 26) stellte demgegenüber allerdings fest, daß das Vorhandensein gewisser chemischer Reize eine Beleuchtung zur Zeit des Auswachsens der Wurzelhaare überflüssig machen kann. Entsprechende Beobachtungen machten GERTZ (1926, S. 14 u. 30) und EHRING (1934, S. 43).

Unter meinen Versuchsbedingungen (in Teichwasser) erwies sich das Licht als ein unersetzlicher, für ein rasches und gutes Austreiben der Rhizoide unbedingt notwendiger Faktor. Einige Vorversuche zeigten, daß die Beleuchtung einer 40-Watt-Lampe (Tungsram A 78 T 64, Milchglas), die in einer Entfernung von 25 cm senkrecht über den Versuchsküvetten angebracht wurde, gut geeignet war zum Heranziehen brauchbaren Versuchsmaterials.

Im Hinblick auf spätere Ergebnisse soll auf die Bedeutung des Oberlichtes für das Austreiben der Rhizoide noch etwas eingegangen werden. Schon BENECKE (1903, S. 27) erkannte, daß die fördernde Wirkung, die das Licht auf das Austreiben der Haare ausübt, nur eine indirekte sein kann. Man könnte daran denken, daß irgend ein Zusammenhang zwischen dem Auswachsen der Rhizoid-Initialen und der Assimilation der grünen Nachbarzellen besteht. Dann müßte also rotes und weißes Licht einen annähernd gleichen Erfolg haben und das Austreiben der Haare bei blauem

---

[4]) Die fördernde Wirkung des Lichtes auf das Auswachsen der jungen Thalli aus den Brutkörpern wurde festgestellt durch LILIENSTERN (1927, S. 448), FÖRSTER (1927, S. 372), EHRING (1934, S. 37), FITTING (1935, S. 359; 1936, S. 697, S. 737).

Licht verzögert sein, da dieser Beleuchtung die für die Assimilation günstigsten Strahlen fehlen. Dies scheint in der Tat der Fall zu sein; einige orientierende Versuche zeigten, daß sich unter einem Orange-Filter (Schott OG 2, 2mm) die Rhizoide ebenso gut entwickelten wie im ungefilterten Licht, während unter einem blauen Farbglas (BG 12, 2 mm) nur sehr wenige kümmerliche Wurzelhaare gebildet wurden. Zu ähnlichen Ergebnissen ist schon WEINERT (1909, S. 14) gelangt. Aus seinen Versuchen geht hervor, daß blaues Licht ähnlich der Dunkelheit wirkt und das rote wie Tageslicht. Auch GERTZ (1926, S. 35 u. 36) bestätigt auf Grund seiner Untersuchungen die Erfahrung, daß im gelbroten Lichte die Entwicklung der Rhizoide eine auffallende Förderung erfährt.

In diesem Zusammenhang sind zwei Arbeiten von Interesse, die den Einfluß verschieden farbigen Lichtes gleicher Intensität auf das Auswachsen der Thalli aus Marchantia-Brutkörpern untersuchen und zu entsprechenden Ergebnissen über die Wirkung von rotem und blauem Licht kommen. Die Marchantia-Brutknospen, die FÖRSTER (1927, S. 372) als „ausgesprochene Lichtkeimer" bezeichnet, legten ihm den Gedanken nahe, daß „das Wachstum von der assimilatorischen Kraft der Strahlen abhängen könnte". „Im Rot ist die Assimilation am beträchtlichsten, und hier erreichen auch die Thalli die größte Länge" (S. 376). „Im 5. Spektralbezirk (Blau) zeigten die Brutkörper ein ganz geringes Wachstum" (STEPHAN 1928, S. 515). Es ergibt sich also eine weitgehende Übereinstimmung in der Wirkung von weißem und farbigem Licht auf die Entwicklung der Thalli und das A u s t r e i b e n der Rhizoide aus den Brutkörpern.

Es könnte nun die Frage auftauchen, warum ich die Haare für die Versuche nicht einheitlich unter Rotlicht aufzog, unter dem sie, wie eben festgestellt, gut auswachsen. Diese Anzucht hätte ja noch den Vorteil gehabt, daß die Rhizoide phototropisch völlig ungereizt (vergl. Kap. 8) für die Untersuchungen zur Verwendung gekommen wären. Trotzdem empfahl sich für meine Sonderzwecke diese Methode nicht; denn aus den unter rotem Licht befindlichen Brutkörperchen wachsen bei Marchantia viele, bei Lunularia fast alle Rhizoide s c h r ä g [5]) aus. Die unerläßliche Vorbedingung für

---

[5]) BENECKE (1903, S. 20): „Da die freien Stirnflächen der Rhizoidinitialen" von Lunularia cruciata „nach dem Rande des Brutkörperchens hingeneigt erscheinen, spreizen die jugendlichen Rhizoiden zunächst ziemlich stark auseinander."

meine Versuche aber war eine genügende Zahl gerader, vertikal ausgerichteter Wurzelhaare. Diese Forderung wurde nur durch weißes Oberlicht erfüllt, das auf Grund des negativen Phototropismus die gewünschte Wachstumsrichtung bedingte und zugleich die Grundlage für die ungestörte Assimilation der chlorophyll-haltigen Zellen der Brutknospen bildete.

Kap. 4. Aussaat der Brutknospen und Aufzucht der Rhizoide.

Nachdem durch die Vorversuche eine günstige Nährlösung, geeignete Temperatur und Beleuchtung ausprobiert waren, konnten die Rhizoide in geeigneter Weise für die eigentlichen Versuche herangezogen werden. Es galt die Brutknospen so anzupflanzen, daß die Haare einwandfrei mit einem Ablesemikroskop (Objektiv Leitz 2) in Wasser, Luft und Paraffinum liquidum beobachtet werden konnten. Die Aussaat der Brutkörper erfolgte in Küvetten mit planparallelen Wänden. Zur Beobachtung der in den verschiedenen Medien wachsenden Wurzelhaare wurden geeignete Größen gewählt. Luft: Länge 5,0; Breite 1,5; Höhe 5,5 cm. Wasser: Länge 4,5; Breite 1,5; Höhe 3,5 cm. Für Paraffinum liquidum benutzte ich etwas breitere und zwar aus Gründen der bequemeren Reinigung: Länge 5,6; Breite 1,9; Höhe 3 cm. Die Küvetten wurden nach erfolgter Aussaat der Brutkörper durch ein passendes Glasdeckelchen verschlossen. Die Bepflanzung selbst geschah in der durch die Abb. 3—5 wiedergegebenen Weise.

Luft (Abb. 3):

An die Hinterwand der 1/3 mit Teichwasser gefüllten Küvette wurde ein geknickter (Winkel α etwas größer als R), mit feuchtem

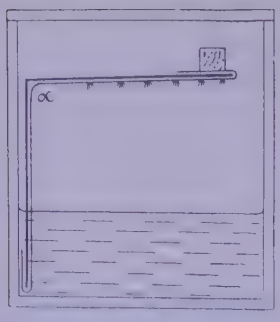


Abb. 3.
Anpflanzungsmethode der Brutkörper bei Kultur der Rhizoide in Luft. (Erklärung im Text.)

Fließpapier belegter Glimmerstreifen gelehnt, auf dessen Unterseite die Brutkörperchen ausgesät waren. Ein auf dem freien Schenkel des

Glimmerstreifens ruhendes, zwischen die Längswände der Küvette gepreßtes Korkstückchen hielt ihn in der richtigen Lage. Die Ränder des horizontalen Teiles des Glimmerstreifens waren sowohl von der schmalen Vorderseite der Küvette, als auch von den Seitenwänden etwa 2 mm weit entfernt, um bei einem Beschlagen der Wände das Abwischen mit einem Fließpapierstreifen zu ermöglichen. Die Rhizoide wuchsen bei dieser Anpflanzung, deren sich schon BUDER bedient hat, erfreulich gut. Die Versuche zeigen, daß die Haare von Marchantia leicht 0,6—0,8 cm und die von Lunularia 0,4—0,6 cm lang werden können.

Wasser (Abb. 4):

Bei den zur Anzucht von Rhizoiden in Wasser bestimmten Küvetten hörte der Glimmerstreifen nicht vor der Vorderwand auf, sondern reichte bis zu dieser heran und führte an ihr noch ein Stück in die Höhe. Dieses freie, vertikal nach oben geknickte Ende wurde durch einen kleinen, zwischen die Seitenwände gesperrten Korkquader fest an die Vorderwand gedrückt, um zu verhindern, daß bei Füllung der Küvette mit Wasser der Glimmer in die aufsteigende Flüssigkeit hineingezogen wurde. Dadurch wäre Winkel $\alpha < 90^0$ geworden, und das seitlich einfallende Licht hätte nicht alle Rhizoide ungehindert treffen können. Der horizontale Teil des Glimmerstreifens trug in seiner Mitte eine schmale, mit einem Skalpell geschnittene Öffnung, die mit einem Gewebe, das unter dem Namen „Glasbatist“ [6]) im Handel ist, überdeckt wurde. Die Maschenweite des benutzten Stoffes, der vor seiner Verwendung zweimal ausgekocht wurde, betrug 0,16—0,18×0,22—0,24 mm. Bei einer Fadenstärke von 0,1 mm kommen also etwa 31×36 Fäden auf 1 cm². Auf diesem Batist säte ich die Brutkörperchen aus. Eine Zufügung von Nährsalzen zum Teichwasser erwies sich als überflüssig, da für die kurze Zeitspanne eines Versuches (2—4 Tage) die Speicherstoffe der Brutknospen und die Nährstoffe im Teichwasser völlig ausreichten für ein freudiges und gesundes Wachstum der Haare.

---

[6]) „Ein feinfädiges, durchscheinendes, glasartig wirkendes, leinwandbindiges Gewebe aus Makogarn. Die Rohware wird unter Spannung merzerisiert, gebleicht, dann mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt, gewaschen und nochmals merzerisiert. Durch diese Behandlung behält der Stoff sein charakteristisches Aussehen auch nach dem Waschen und Kochen bei.“ (Kleines Spinnstoff ABC, Berlin 1937.)

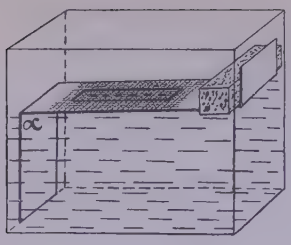


Abb. 4.

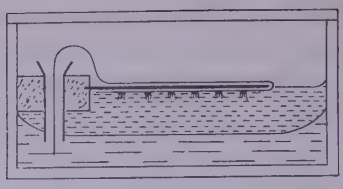


Abb. 5.

Anpflanzungsmethode der Brutknospen bei Kultur der Rhizoide: Abb. 4 in Wasser, Abb. 5 in Paraffinum liquidum. Näheres im Text.

Paraffinum liquidum (Abb. 5):

Für eine Weiterzucht der Rhizoide in Paraffin hatte sich folgende Anpflanzung als besonders geeignet herausgestellt. In einem von einem Glasröhrchen durchbohrten Korkstück, das zwischen die Seitenwände der Küvette gepreßt werden konnte, steckte ein mit Fließpapier überspannter Glimmerstreifen. Das Fließpapier führte, von der Unterseite des Glimmers kommend, auf dessen Oberseite entlang und tauchte durch das oben etwas erweiterte Röhrchen in das unten in der Küvette befindliche Wasser. Die Rhizoide wuchsen zunächt in Luft zu einer geringen Länge heran. Dann wurden die Wände, falls sie beschlagen waren, mit Fließpapier abgewischt, und das Paraffin an der Vorderwand entlang, von der der umhüllte Glimmerstreifen einen genügenden Abstand hatte, eingefüllt, bis es die Ebene der Brutkörper erreichte. Diese Aussaattechnik, die auch auf BUDER zurückgeht, gewährleistete durch die ungestörte und völlig ausreichende Wasserversorgung der Brutknospen ein gesundes, normales Wachstum der Rhizoide im Paraffin, wie es die wiedergegebenen Bildprotokolle unmittelbar zeigen. (Vgl. Abb. 11—13.)

In allen Fällen wurden die Küvetten nach erfolgter Aussaat mit ihrem Deckelchen verschlossen, um Schwankungen der Luftfeuchtigkeit zu vermeiden. Hiergegen sind die Rhizoide außerordentlich empfindlich. (Vergl. PFEFFER (1885, S. 529 ff., S. 535), DACHNOWSKI (1907, S. 257), BISCHOFF (1913, S. 3). Trotzdem ist diesem sehr wichtigen Punkte nicht immer eine genügende Beachtung geschenkt worden. (Vgl. Kap. 9.) Bei allen späteren Manipulationen in den bepflanzten Küvetten verschob ich daher die Deckelchen nur so weit über der Öffnung, als es unbedingt notwendig war.

In jedem Glasgefäß kamen möglichst immer Brutknospen aus verschiedenen Brutbechern zur Aussaat, um eine etwa vorhandene individuelle Verschiedenheit in der Reaktion für die Beurteilung der Beobachtungen auszuschalten. (PFEFFER 1885, S. 530, BENECKE 1903, S. 22.)

Die in der besprochenen Art ausgesäten Brutkörperchen wurden in einem schmalen, für diese Zwecke ausgezeichnet verwendbaren Vorraum der von mir benutzten Dunkelkammer herangezogen. Die Küvetten standen auf einem kleinen Tischchen, über dem sich im Abstand von 22,5 cm eine Glühlampe befand. (Tungsram A 78 T 64, Milchglas, 40 Watt, 220 Volt.) Die Temperatur in der genannten Entfernung war außerordentlich konstant, 22°, und schwankte während des Jahres um kaum mehr als 1°. Selbst wenn der Ventilator eingeschaltet wurde, sank sie vorübergehend nicht tiefer als auf 20° und stieg, wenn in der Dunkelkammer eine 250-Watt-Lampe Tag und Nacht brannte, nicht über 23° Celsius an.

Beim Heranziehen der Rhizoide zeigte es sich sehr bald, daß sie in Küvetten, die seitlich mit schwarzem Papier umhüllt waren, also in einem Raum mit gedämpftem Licht, bedeutend besser wuchsen als in solchen Gefäßen, denen die Umhüllung fehlte. Schon MIRBEL (1835, S. 356) betonte, „que l'ombre et l'humidité favorisent le développement des racines". Auch BENECKE (1903, S. 27) hat auf diese Tatsache bei Lunularia hingewiesen und sie bei der Anzucht seiner Rhizoide beachtet. Bei ihm und bei mir zunächst eine beiläufige Beobachtung, die aber schon vermuten läßt, daß das weiße Licht auf die bereits ausgetriebenen Haare einen wachstumshemmenden Einfluß ausübt. Bei der Beschreibung der Lichtwachstumsreaktionen in Kap. 14 wird sich Gelegenheit bieten, auf diese Feststellung zurückzukommen.

Wie lange dauerte es, bis die in der besprochenen Weise ausgepflanzten Brutknospen brauchbare Rhizoide aufwiesen? Für Untersuchungen mit schwachen Vergrößerungen waren die Rhizoide in Wasser nach 24 Stunden lang genug (0,48—1 mm), um auf ihr Verhalten speziellen Lichtreizen gegenüber untersucht zu werden. Die in Luft treibenden Haare von Lunularia erreichten im Sommer nach 24—36, im Winter nach etwa 48 Std. die erforderliche Länge. Sehr oft konnte ich beobachten, daß die Rhizoide von Marchantia eine längere Zeit zum Auswachsen benötigten. Ihr Verhalten war nicht so einheitlich und wechselte stärker als bei Lunularia nach Stamm und Jahreszeit.

Für die Versuche der Kap. 5—11 wurden in der besprochenen Art die Brutkörper ausgepflanzt und die Rhizoide aufgezogen. Ich habe daher Abstand davon genommen, alle Angaben über die Aufzucht in den wiedergegebenen Protokollen nochmals zu wiederholen. Für bestimmte Versuche, wo die Reaktionen der Haare mit stärkeren Vergrößerungen verfolgt werden mußten, Kap. 12—19, war die Anzucht in den geschilderten Küvetten nicht anwendbar. Die dafür ausgearbeitete Versuchsanordnung wird dort ausführlich beschrieben werden (Kap. 12).

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen möchte ich nun zu den eigentlichen Versuchen meiner Arbeit übergehen, die zunächst klarlegen sollten, wie sich die Rhizoide auf einseitige Lichtreize verschiedener Quantität verhalten. Es sei nochmals betont, daß zunächst nur die Wirkung einseitig einfallenden Lichtes besprochen wird. Das gilt für jeden Versuch der Abschnitte C, D, E, auch wenn es nicht beständig erwähnt wird.

Ich habe davon abgesehen, die rein technischen Aufbauten für die zahlreichen Experimente in einer Zusammenfassung vorauszuschicken, da sie nach den jeweilig unternommenen Beobachtungen stark wechselten. Ich will daher vor jeder Versuchsreihe die dazu verwandte Apparatur kurz erwähnen.

C. Wirkung von Weißlicht verschiedener Intensität auf in Luft wachsende Rhizoide.

Kap. 5. Versuchsraum, benutzte Apparatur.

Die nun folgenden Versuche wurden, falls nicht ausdrücklich etwas anderes angegeben ist, in einer im Kellergeschoß befindlichen Dunkelkammer der Breslauer Botanischen Anstalten ausgeführt. Ein völlig erschütterungsfreier Betontisch, ein betonierter Fußboden und eine schon ohne besondere Regulierung verhältnismäßig konstante Temperatur von 19—20° machten sie für meine Untersuchungen besonders geeignet. (Näheres über die innere Ausstattung der Dunkelräume des hiesigen Institutes ist bei BUDER (1926), WIECHULLA (1932), SCHRAMMECK (1934) zu finden.)

Die in Kap. 6—11 benutzten Lichtquellen befanden sich fast ausnahmslos in einem eigens für diese Zwecke vom Institutsmechaniker gebauten Lampenkasten (Größe 30×31×23 cm). Seine Hinterwand, in der die Lampenfassung sitzt, ist abnehmbar, um das

Auswechseln der Glühlampen zu ermöglichen. Ein an dieser Rückwand angebrachter doppelter Falz, auf dessen Grunde eine Asbestschnur liegt, garantiert dafür, daß die Hinterwand dem Lichtkasten lichtdicht aufsitzt. Die Lampenfassung mit ihrem Verlängerungsrohr ruht in einem Lager, so daß eine Drehung möglich ist, eine unerläßliche Bedingung für die Verwendung von Projektionslampen. Die Vorderwand des Kastens besitzt eine Vorrichtung zur Aufnahme der in Kap. 8, 10 und 11 benutzten Filter. Eine darüber stülpbare Kappe mit Bajonett-Verschluß hält die Farbgläser lichtdicht fest. Der Boden und das Dach des Gehäuses tragen Einrichtungen, die im Dienste der Durchlüftung stehen, ohne Quellen falschen Lichtes zu sein, das die Versuchsobjekte treffen könnte. In der einen Seitenwand des Gehäuses ist eine Visiereinrichtung angebracht: Ein Lot zeigt bei richtiger Einstellung die Lage der Glühfäden an und gestattet eine genaue Feststellung ihrer Entfernung von den Versuchsküvetten. Bei schwachen Lampen genügten die Durchlüftungseinrichtungen, um eine zu starke Erwärmung des Gehäuses und, damit verbunden, eine zu stark herabgesetzte Lebensdauer der Lampen zu vermeiden. Bei langfristiger Verwendung hoher Intensitäten reichte die Größe des Kastens und seine Durchlüftung allein noch nicht aus. Es wurde daher um den Schornstein herum eine Kühlschlange gelegt, durch deren Öffnungen das aus einem Reservoir tropfende Wasser abfloß und beständig das Dach und die Seitenwände, die mit einem Scheuerlappenmantel bedeckt waren, überrieselte. Der Kasten stand in einem Untersatz aus Zinkblech, in dem sich das Abflußwasser sammelte. Der Zufluß wurde so geregelt, daß es sich nur um geringe Mengen handelte.

Die Konstruktion des Lampenkastens war so beschaffen, daß kein falsches Licht die Versuchsobjekte treffen konnte. Sorgfältige Prüfungen, unter anderem auch mit Avena-Coleoptilen, die hinter einem Rotfilter wuchsen, bestätigen dies. Selbst nach vielstündiger Bestrahlung blieben sie grade.

Die in den Gehäusen befindlichen Lichtquellen wurden mit einem Lummer-Brodhunschen Photometerkopf direkt oder nach Zwischenschaltung einer Hilfslampe (Osram 25 Watt, 220 Volt, 25,6 Hk) gegen eine Hefner-Kerze ausphotometriert. In den Abbildungen sind die am Versuchsort herrschenden Helligkeiten oder die Lampen angegeben. Der benötigte Strom zu ihrer Speisung wurde dem städtischen Lichtnetz entnommen. Die möglichen Schwankungen in der Spannung des benutzten Gleichstromes konnten für meine Versuche unberücksichtigt bleiben, da ich fast ausschließlich Reak-

tionen auf Dauerbeleuchtung beobachtete, so daß auftretende Schwankungen sich ausgleichen konnten.

Die vor dem Lichtkasten auf schwarzen Klötzen zur Aufstellung kommenden Küvetten wurden auf diesen selbst oder auf einem besonderen Tischchen mit dem im Institut üblichen Horizontalmikroskop der Firma Zeiß, Modell Xb, beobachtet. (Vgl. WIECHULLA 1932, 382 ff.) Optik: Mikrometerokular Zeiß 6×, Objektiv Leitz 2, Gesamtvergrößerung: 64 Einheiten im Okular = 1 mm.

Die Wurzelhaare wurden nach und teilweise auch vor den Versuchen gezeichnet, um die beobachteten Reaktionen für die Auswertung der Protokolle im Bild festzuhalten. Die Zeichenvorrichtung wurde aus der Beleuchtungseinrichtung des Seibertschen Pro-Mi (Glühlampe: Osram Nitra 12 V, 1,89 A), einem Kreuztisch, auf dem die Küvetten standen, und einem gewöhnlichen Horizontalmikroskop in zweckmäßiger Weise zusammengestellt. Vor dem Okular des Horizontalmikroskopes befand sich ein total reflektierendes Prisma, durch das das Bild von Brutknospen und Rhizoiden auf einem in seiner Höhe verstellbaren Dreifuß abgebildet wurde. Ich benutzte gewöhnlich eine 25fache Vergrößerung.

Für das Ablesemikroskop und die Zeichenvorrichtung konnte unbeschadet orange-rotes Licht verwendet werden. Ich muß hier ein Resultat, das erst später besprochen werden wird, vorwegnehmen: Das Rot und Orange ist phototropisch unwirksam, selbst in viel höheren Intensitäten, als es hier benutzt wurde. (Vgl. Kap. 8.)

Kap. 6. Prüfung höherer und niederer Intensitäten.

Versuche mit genauer Angabe der angewandten Beleuchtungsstärken fehlen bisher im Schrifttum über den Phototropismus der Lebermoosrhizoide. PFEFFER (1871) gibt nur an, daß negative Reaktionen auftreten, ohne eine nähere Angabe über die Helligkeit am Versuchsort zu machen. WEINERT (1909) stellt die mit Brutknospen bepflanzten Glasschalen an einem nach Osten gelegenen Fenster und 6 m von diesem entfernt auf. In beiden Fällen zeigten die Rhizoide eine eindeutige negative Krümmung. Auf Grund dieser Beobachtungen zieht WEINERT (1909, S. 17) den Schluß: „Also ergibt sich das Resultat, daß die Brutknospenrhizoiden sich bei jeder Beleuchtung negativ heliotropisch erweisen.“ Genaue und eingehendere Versuche sollten diese Ergebnisse prüfen.

Höhere Intensitäten.

Für die Versuche mit höheren Beleuchtungsstärken, mit denen ich beginnen will, benutzte ich eine 250-Watt-Lampe (Osram Nitra Proj. A, 250 W 220 V), deren Intensität 470 visuelle Hk betrug. Diese Lichtquelle befand sich in dem Lampenkasten, der auf einem langen Betontisch aufgestellt war. 20, 50, 100, 200 und 250 cm von der Glühfadenebene entfernt, kamen die Küvetten mit den in Luft wachsenden Rhizoiden so zur Aufstellung, daß sie einander nicht beschatteten. Auf diese Weise wurden Helligkeiten von rund 11 500 bis herab zu 75 (visuellen) Mk geprüft [7]). Ich greife aus den zahlreichen Versuchen einige Fälle heraus, um an ihnen den Gang der Beobachtungen und die erhaltenen Ergebnisse zu besprechen.

Die Abb. 6 a—f zeigt die an Lunularia-Rhizoiden beobachteten Krümmungen. Für die nur 20 cm von der Lichtquelle entfernt wachsenden Haare ist auch das Bild der Rhizoide vor dem Versuche wiedergegeben (6 a). Es fällt auf, wie rasch und intensiv nach dem Einsetzen der einseitigen Beleuchtung die Umkrümmung er-

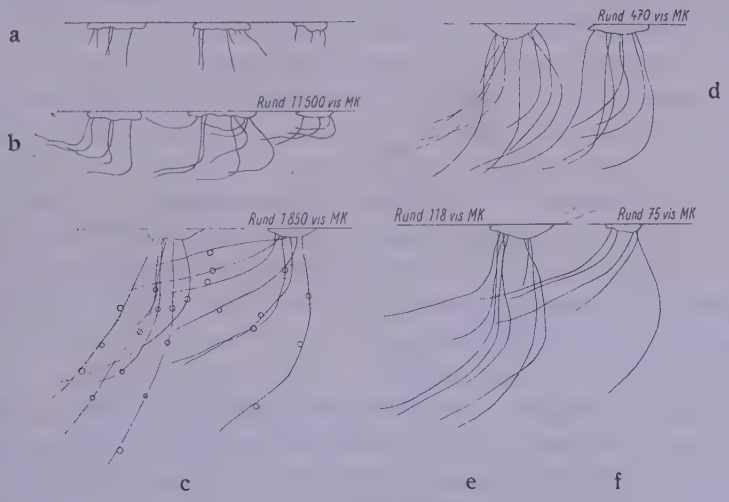


Abb. 6.

Reaktionen von Lunularia-Rhizoiden in Luft bei höheren Beleuchtungsstärken. Lichteinfall von rechts. Alter der Kulturen vor dem Versuch durchschnittlich 25 Stunden; gezeichnet rund 24 Stunden nach Beginn der Belichtung a u. b ca. 20 cm von der Lichtquelle entfernt, a vor, b nach der Belichtung; c 50 cm, d 100 cm, e 200 cm, f 250 cm entfernt. Vergr. 10.

---

7) Die Werte beziehen sich auf die Beleuchtungsstärke in der Mitte der Versuchsküvette. Dabei sind die Reflexionsverluste an der Küvettenwandung, die etwa 10 % betragen, nicht abgezogen.

folgte (6 b). Nur eine ganz starke Wachstumsverzögerung der durch die Krümmung konkav gewordenen Seite konnte ein so scharfes, annähernd rechtwinkliges Umbiegen bewirkt haben. Die Abb. 6 c (Beleuchtungsstärke am Versuchsort rund 1850 Mk) zeigt auch noch ausgeprägte Umkrümmungen, aber sie erfolgen nicht so eindrucksvoll unmittelbar. An diesem Beispiel wollen wir den Gang der Reaktion verfolgen: Die Querstriche geben die Länge der Haare vor dem Versuch an. Die Rhizoide wachsen nach dem Einsetzen des Seitenlichtes noch eine Zeit scheinbar unbeeinflußt in der ursprünglich eingeschlagenen Richtung weiter. Bei Intensitäten dieser Größenordnung ist mit schwachen Vergrößerungen eine Änderung der Wachstumsrichtung erst nach 1—2 Stunden zu beobachten. (Verwendet man stärkere Vergrößerungen, wie ich es später in Kap. 18 und 19 tat, so sieht man allerdings ein erstes Umbiegen des Haares schon nach $^3/_4$ Stunden.) Die Reaktion schreitet nun immer mehr fort, bis schließlich alle Rhizoide unabhängig von ihrem Alter mehr oder weniger stark umgekrümmt sind. Für genügend hohe Intensitäten erweisen sich also kurze, mittellange und lange Rhizoide als gleichmäßig lichtempfindlich und reaktionsfähig; ihr Alter spielt h i e r also keine Rolle.

Ich möchte an dieser Stelle noch auf die in diesem Protokoll wiedergegebenen Wassertröpfchen an den Haaren hinweisen, die in Luft (und Paraffin) regelmäßig zu beobachten sind. In der Literatur werden sie auch für Phycomyces und Pilobolus beschrieben. Da sie immer an den ausgewachsenen Teilen des Haares und niemals in der Wachstumszone auftreten, sind sie für unseren Zusammenhang bedeutungslos und wurden in allen übrigen Zeichnungen fortgelassen.

Die Betrachtung der Abb. 6 c—f zeigt im Vergleich zu Abb. 6 b allmählichere, abgerundetere Umkrümmungen, die aber untereinander kaum verschieden sind, obgleich die jeweiligen Beleuchtungsstärken, die sie verursachen, stark variieren: Zwischen rund 1850 Mk (bei 50 cm) und rund 75 Mk (bei 250 cm).

Die Rhizoide von Marchantia verhalten sich bei diesen höheren Intensitäten grundsätzlich gleich.

Niedere Intensitäten.

Ich gehe nun zur Besprechung der Reaktionen bei geringeren Beleuchtungsstärken über, die Aufschluß über den Schwellenwert der Lichtreizbarkeit der Lebermoosrhizoide bringen sollten. Für diese Untersuchungen war es aus theoretischen Gründen erwünscht,

als Lichtquelle die Hefnerlampe zu benutzen, weil man mit ihr nicht nur die visuellen Helligkeiten, sondern auch die spezifischen Werte für die am Versuchsort herrschende Beleuchtungsstärke erhält. Ich möchte hierzu auf die grundsätzlichen Erörterungen bei BUDER (1926) und deren Anwendung bei SCHRAMMECK (1934, S. 344 ff.) hinweisen. Nun ist aber ein längeres Arbeiten mit der Hefnerlampe in vieler Hinsicht unerfreulich: 1. wegen der nicht zu vermeidenden Amylazetatdämpfe und 2. wegen der Notwendigkeit, die Flammenhöhe dauernd zu kontrollieren. Im Anschluß an ein im Breslauer Institut bereits seit einiger Zeit übliches Verfahren ersetzte ich die Hefnerlampe durch eine in der Lichtfarbe genau gleiche Glühlampe. Ich benutzte dazu eine Opallampe (Osram Opal 100 W 220 V). Der Strom wurde durch einen Widerstand so weit gedrosselt, bis die Farbe der Lichtquelle völlig mit der der Hefnerlampe übereinstimmte; das kann man im Lummer-Brodhunschen Würfel mit großer Sicherheit erreichen. Die Intensität dieser Lichtquelle wurde mit 1,5 Hk ermittelt. Die mit dieser Glühlampe erzielten Beleuchtungsstärken sind natürlich nicht unmittelbar vergleichbar mit denen der vorangegangenen Versuche, bei denen die Beleuchtungsstärken in visuellen Mk angegeben sind. Doch bestand nach Lage der Dinge nicht die Notwendigkeit, die Zahlen für die höheren Intensitäten auf spez. Mk umzurechnen. Deshalb habe ich darauf verzichtet.

Rhizoide von Marchantia und Lunularia wurden nun in verschiedenen Entfernungen von dieser Opallampe aufgestellt. Die Abb. 7 und 8 geben einige Fälle wieder.

Zunächst seien die Krümmungserscheinungen bei Lunularia betrachtet (Abb. 7). Bei einer Beleuchtungsstärke von ungefähr 45 spez. Mk beobachten wir die in Abb. 7 a wiedergegebene Reaktion. Den deutlichen Eindruck einer negativen Krümmung zeigen auch noch die 24—28 cm (rund 22,5 spez. Mk) von der Lampe befindlichen Haare, Abb. 7 b. Bei den Rhizoiden in 36 bis 40 cm Entfernung (rund 10 spez. Mk) kann man noch von einer einheitlichen, eben wahrnehmbaren Umkrümmung sprechen (Abb. 7 c). Bei einer Lichtstärke von ungefähr 6 spez. Mk dürfte der Schwellenwert der phototropischen Reaktion für dieses Material erreicht sein (Abb. 7 d). Die meisten Rhizoide sind ungekrümmt. Bei einigen (+) ist aber eine leichte Biegung der äußersten Spitze nach links unverkennbar [8]). Ich möchte daher 6 spez. Mk als

[8]) Bei der Beurteilung der Bilder muß man beachten, daß die Rhizoide kaum geotropisch reagieren und ohne seitliche Beleuchtung keineswegs etwa

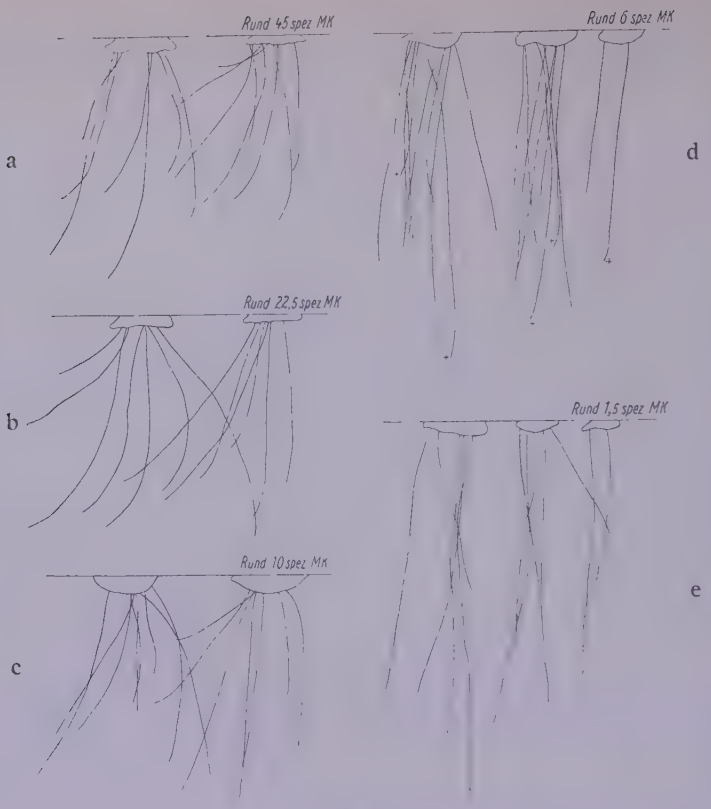


Abb. 7.

Reaktionen von Lunularia-Rhizoiden in Luft bei niederen Beleuchtungsstärken. Lichteinfall von rechts. Die letzten schwachen Krümmungen finden sich in d bei 6 spez. Hk; sie sind durch Kreuzchen bezeichnet. — Alter der Kulturen bei Versuchsbeginn 22—46 Stunden; gezeichnet 21—36 Stunden nach Beginn der Belichtung. Entfernung der Küvettenmitte von der Lichtquelle: a 18 cm, b 26 cm, c 38 cm, d 53 cm, e 100 cm. Vergr. 10.

Grenzwert bezeichnen. Bei Beleuchtungsstärken zwischen 6 und 1,5 spez. Mk kann man nur noch an s e h r vereinzelten Rhizoiden Reaktionen beobachten, die sich als phototropische deuten ließen, so daß ich diese Beleuchtung als unterschwellig bezeichnet habe. Bei noch schwächerer Beleuchtung, 1,5 spez. Mk und darunter (geprüft wurden noch 0,7; 0,4; 0,2 spez. Mk) war in keinem Falle mehr eine phototropische Krümmung erkennbar.

---

stets genau senkrecht wachsen, namentlich die „Randrhizoide" nicht! (Vgl. Kap. 3 und Kap. 10.)

Marchantia erwies sich in den durchgeführten Versuchen, Abb. 8, als etwas weniger lichtempfindlich. In den 10 cm von der Lampe entfernt stehenden Küvetten trat noch eine starke Reaktion ein. Ich habe absichtlich hier keine Zahl für die spez. Mk angegeben, weil bei dieser geringen Entfernung und der Ausdehnung

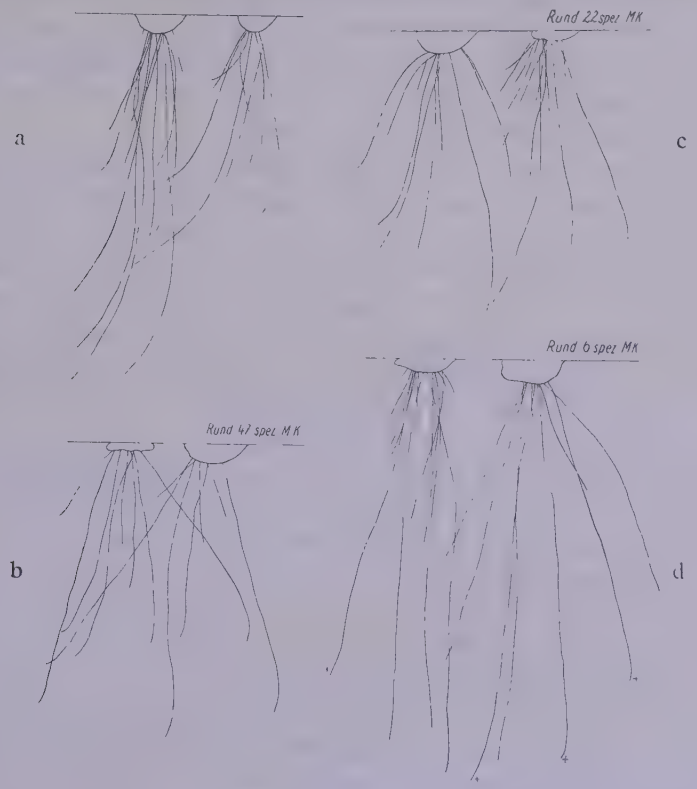


Abb. 8.

Reaktionen von Marchantia-Rhizoiden in Luft bei niederen Beleuchtungsstärken. Lichteinfall von rechts. Die letzten schwachen Krümmungen in d (bei 6 spez. Hk) durch Kreuzchen bezeichnet. — Alter der Kulturen 23—36 Std.; gezeichnet 22—36 Std. nach Beginn der Belichtung. Entfernung der Küvettenmitte von der Lichtquelle: a 10 cm, b 18 cm, c 26 cm, d 52 cm.

der Lichtquelle die Abweichung vom Quadrat-Gesetz schon zu groß ist, um unberücksichtigt zu bleiben. Es dürfte sich größenordnungsmäßig um eine Zahl zwischen 100—150 Mk handeln. Die in 16 bis 20 cm (rund 45 spez. Mk) und 24—28 cm (rund 22,5 spez. Mk) aufgestellten Haare, Abb. 8 b und c, zeigen, mit den entsprechenden von Lunularia verglichen, weniger ausgeprägte Reaktionen. Als

gleichwertig zu bezeichnen wäre etwa das Krümmungsbild von Lunularia in 36—40 cm (Abb. 7 c) und Marchantia in 24—28 cm (Abb. 8 c) Entfernung. Bei 50 cm Abstand von der Glühlampe (Abb. 8 d) konnte ich nur noch bei einem Teil der Rhizoide phototropische Erscheinungen wahrnehmen. Für geringere Beleuchtungsstärken gilt hier das Gleiche wie für Lunularia. Der Schwellenwert bei Dauerbeleuchtung, also die Beleuchtungsstärke, die gerade noch fähig ist, eine eben erkennbare phototropische Reaktion auszulösen, dürfte demnach für das untersuchte Material von Marchantia gleichfalls ungefähr 6 spez. Mk betragen.

Auf eine Beobachtung möchte ich nicht versäumen, hier noch hinzuweisen, die besonders bei den Abb. 7 c u. d und 8 b, c u. d auffällig zu Tage tritt. Mit sinkender Helligkeit werden die Reaktionen der jungen und mittelalten Rhizoide immer seltener. Gerade dort, wo man am ehesten eine Krümmung erwarten möchte, nämlich bei den im lebhaftesten Wachstum befindlichen jungen Stadien [9]), treten schließlich gar keine mehr auf. Wenn überhaupt noch Rhizoide auf das seitlich einfallende, schwache Licht ansprechen, so sind es nach langstündigem geraden Wachstum schließlich nur noch die ältesten, die am langsamsten wachsen [10]). Bei dem geringen Prozentsatz der Rhizoide, die noch bei schwächster Beleuchtung reagieren, tritt diese Erscheinung besonders auffällig zu Tage. So konnte ich Haare beobachten, die völlig gerade und unbeeinflußt durch das Seitenlicht auf das Doppelte oder Mehrfache ihrer Anfangslänge anwuchsen, bevor sie sich umkrümmten und dabei endgültig ihr Wachstum einstellten [11]).

Überblicken wir noch einmal die Versuche dieses Kapitels, in dem der Schwellenwert für die phototropische Krümmung bei Dauerbeleuchtung festgestellt werden sollte:

Die Reaktionen der Brutknospenrhizoide beginnen bei hoher Intensität schon sehr früh und führen zu rechtwinkligen Um-

---

9) Vgl. dazu Kap. 13.

10) Es finden sich auch bei WEINERT derartige Beobachtungen. Er gibt an (1909 S. 216), daß bei gedämpftem Licht „am 5. Tage nach der Aussaat erst die längeren Rhizoiden an ihrer Spitze gekrümmt sind" und für einen weiteren Versuch, daß ebenfalls nur „die längsten an der Spitze schwach vom Lichte abgekrümmt" waren.

11) Diese zunächt äußerst verblüffende Erscheinung dürfte eine verhältnismäßig einfache Erklärung finden. Sie steht wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem Ungültigwerden des Reizmengengesetzes in der Nähe der absoluten Intensitätsschwelle. Hierüber wird aus dem Breslauer Institut von anderer Seite berichtet werden.

krümmungen. Bei schwächeren Beleuchtungsstärken wird der Krümmungsradius bedeutend größer. Treffen nur noch geringe Beleuchtungen die Haare, so krümmen sie sich nur noch in den besonders langsam wachsenden ältesten Partien, wenn sie nicht überhaupt völlig gerade bleiben. Im allgemeinen tritt bei dem von mir untersuchten Material bei einer Beleuchtungsstärke von weniger als 6 spez. Mk eine eindeutige, äußerlich wahrnehmbare Reaktion nicht mehr ein, so daß dieser Wert als durchschnittliche Grenze anzusehen ist.

Es ist nicht ohne Interesse, GOEDECKEs (1935, S. 143) Untersuchungen an Marchantia hier zum Vergleich heranzuziehen: In verschiedenen Entfernungen von einer 60-Watt-Lampe beobachtete er die phototropische Bewegung der Thalluslappen. Er kommt zu dem Ergebnis, „daß von etwa 100 Lux an die Thalli im Dauerlicht phototrop reagieren. Intensitäten unter 100 Lux können auch bei tagelanger Beleuchtung keine Reaktionen mehr erzielen. Die phototrope Reizschwelle von Marchantia liegt also viel höher als die von Keimpflanzen und Laubblättern ... ."

D. Verhalten in Luft befindlicher Rhizoide bei Licht verschiedener Wellenlänge.

Kap. 7. Einführende Bemerkungen, Methodisches.

Bevor ich an eine genauere Analyse des Zustandekommens der phototropischen Krümmungen herangehen konnte, war es nötig, zu ermitteln, auf welche Wellenlängen die Rhizoide überhaupt ansprechen, da für das Ablesen der Reaktionen phototropisch unwirksames Licht unerläßlich ist. Im allgemeinen gilt rotes Licht als phototropisch unwirksam; doch gibt es von dieser Regel mancherlei Ausnahmen, wie zuletzt ATKINS (1936) gezeigt hat. Gerade für mein Objekt ist zudem von WEINERT (1909) behauptet worden, daß es im Gegensatz zu der üblichen spektralen Empfindlichkeit gerade auf rotes Licht phototropisch reagiert. Diese Angabe ist von NUERNBERGK und DU BUY (1932) besonders hervorgehoben, aber, wie es scheint, nicht nachgeprüft worden. Einwandfreie Versuche sollten hier eine Klärung bringen. Bei dieser Sachlage kam es mir nicht darauf an, eine exakte Empfindlichkeitskurve festzulegen. Es genügte für meinen Zusammenhang festzustellen, für welche Wellenlängen die Rhizoide überhaupt empfindlich sind. Das konnte in einer verhältnismäßig einfachen Weise mit Hilfe einer

Reihe von „Jenaer Lichtfiltergläsern" festgestellt werden. Die Durchlässigkeitskurven der benutzten Farbgläser, deren Wirksamkeit auf die zu untersuchenden Reaktionen geprüft wurde, sind in Abb. 9 wiedergegeben. Die Kurven sind den Listen entnommen, die das Jenaer Glaswerk Schott & Gen. herausgibt. (Vgl. dazu auch die Anm. 14 in Kap. 8.) Ich benutzte Filter von 2 mm Dicke mit Ausnahme von GG 11, das 4 mm dick war; die Absorptionskurve für 4 mm ist der abgebildeten sehr ähnlich, nur ist der Abfall noch etwas steiler. Die gewählten Filter erweisen sich als sehr günstig. Der Durchlässigkeitsbereich jedes Farbglases reicht etwas weiter nach dem kurzwelligen Ende des Spektrums hin als der des vorhergehenden. Da die Durchlässigkeitskurven — wenigstens die im kritischen Gebiet — verhältnismäßig steil ab-

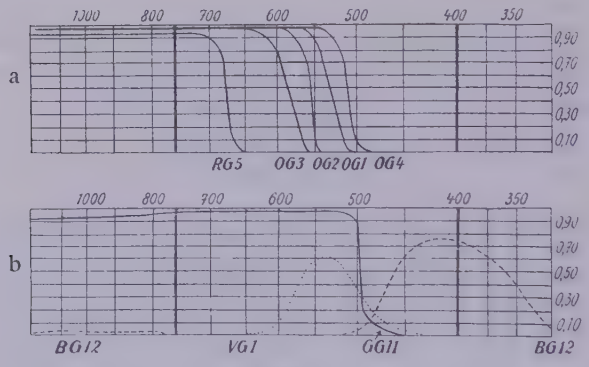


Abb. 9.

Übersicht über die Durchlässigkeit der benutzten Filtergläser von Schott in Jena. Abszisse: Wellenlänge, Ordinate: Durchlässigkeit für 2 mm dicke Gläser.

fallen, kann man durch Vergleich wirksamer und unwirksamer Filter den Bereich stark einengen, in dem die phototropischen Krümmungen beginnen bzw. aufhören. Außerdem benutzte ich noch Flüssigkeitsfilter. Hierüber wird im folgenden Kapitel berichtet werden.

Für die Untersuchungen kamen Lampen von 40, 60 und 100 Watt zur Verwendung. Für die Filter, die nur wenig oder gar nicht wirksame Strahlen durchließen, schien es geboten, höchste Intensitäten zu verwenden, damit die Krümmungen nicht wegen zu geringer Helligkeiten ausblieben (vgl. Kap. 6). Ich verwandte daher die gleiche 250-Watt-Proj.-Lampe (rund 470 vis. Hk) wie dort, in einzelnen Fällen auch Sonnenlicht.

Filter und Lichtquellen befanden sich im Lampenkasten, der in

Kap. 5 eingehend beschrieben ist. Vor diesem kamen die Küvetten zur Aufstellung. Die Entfernungen von der Lichtquelle wurden so gewählt, daß die Temperatur am Ort der Küvette nicht höher war als ungefähr 23°. Die Versuche habe ich parallel in Luft, Wasser und Paraffin angesetzt. Für den vorliegenden Zusammenhang interessieren zunächst nur die Untersuchungen in Luft, während die übrigen in Kap. 10 und 11 besprochen werden.

Von den nach Hunderten zählenden Protokollen kann hier natürlich nur ein ganz beschränkter Bruchteil wiedergegeben werden. Ich will für einige Filter sowohl für Marchantia als auch für Lunularia eine Beispielserie herausgreifen. An Hand dieser Bildprotokolle, die möglichst klare Fälle ohne zufällig auftretende Nebensächlichkeiten darstellen, sollen die Versuchsergebnisse besprochen werden. Die Bilder wurden in der Regel 24 Stunden nach Beginn des Versuches aufgenommen. Die Reaktionen auf die einseitige Lichtreizung begannen in allen Fällen wesentlich früher. Ich habe die Rhizoide aber erst gezeichnet, wenn sie in der neuen, ihnen durch das Licht aufgezwungenen Richtung ein gutes Stück weitergewachsen waren, damit die eingetretene Krümmung eindrucksvoller zur Geltung kam.

Kap. 8. Ergebnisse meiner Versuche.

a) Künstliche Lichtquellen.

Die Reaktionen sind bei Marchantia und Lunularia im Grundsätzlichen so gleich, daß ich beide Moose zusammen behandeln darf.

Zunächt wurde das Blaufilter BG 12 (2 mm) auf seine Wirksamkeit geprüft. Es läßt Licht zwischen ca. 520 und 325 mμ hindurch, also etwas Blaugrün, Blau, Violett und das nahe Ultraviolett, daneben aber noch Spuren von Rot [12]) und etwas Infrarot. Von diesen beiden Anteilen der Durchlässigkeit kommt nur der kurzwellige in Betracht; denn wie die folgenden Versuche zeigen werden, ist das Rot und Infrarot völlig unwirksam. Es brauchte also nicht

---

[12]) In den Kurven aus den Listen des Jenaer Glaswerkes, Abb. 9, wird dieses „Rot" zwar nur in den nicht mehr sichtbaren Bereich $> 780\,m\mu$ eingezeichnet. Man kann sich von seinem Vorhandensein aber auch leicht mit dem Auge überzeugen, wenn man durch die Kombination RG 2 (2 mm) + BG 12 (2 mm) gegen eine Lichtquelle blickt. Der Glühfaden einer Lampe erscheint dann dunkelrubinrot. Schaut man gegen die Sonne, so ist sie leuchtend rot sichtbar, ohne jedoch den Beobachter zu blenden.

durch besondere Filter ausgeschlossen zu werden [13]). Die als sichtbare Endreaktion auf den Lichtreiz auftretenden Krümmungen

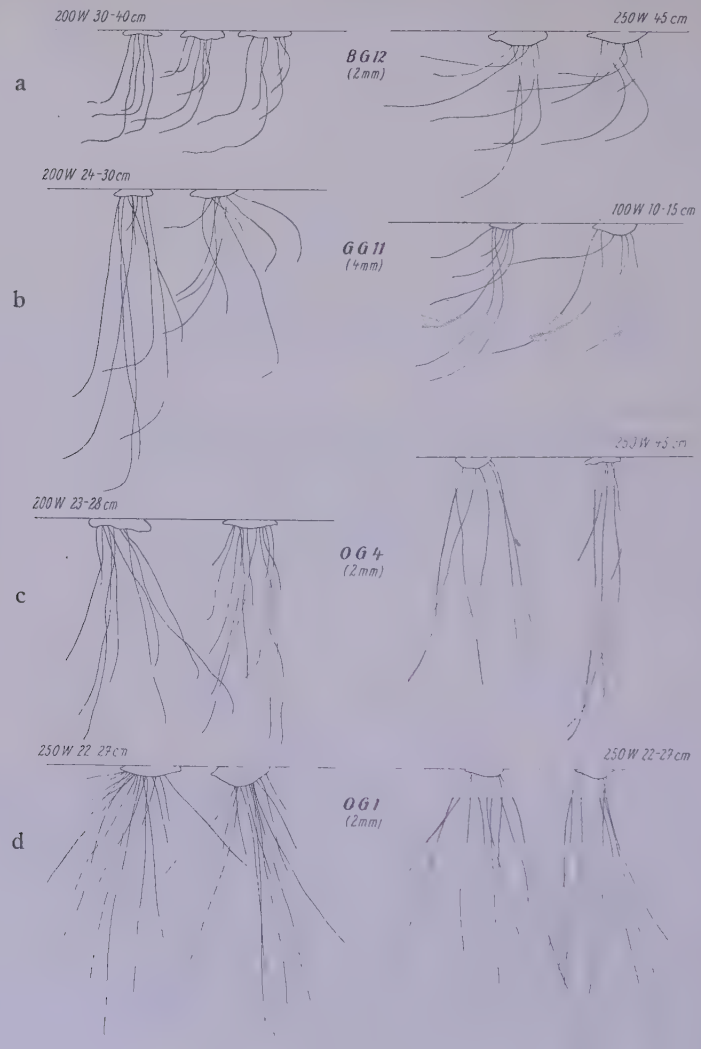


Abb. 10.

Reaktionen der Rhizoide in Luft hinter verschiedenen Farbfiltern. Linke Reihe Marchantia, rechte Reihe Lunularia. Licht von rechts. Vergr. 10.

[13]) Um aber jeden Einwand von vornherein auszuschalten, habe ich den Versuch wiederholt mit Zusatz eines Kupfersulfatfilters nach NUERNBERGK und DU BUY (1930, S. 437). Der Versuch zeigte genau das gleiche Ergebnis wie mit einem BG 12-Filter allein: Es traten sowohl bei Marchantia als auch bei Lunularia die ausgeprägtesten Umkrümmungen auf.

unterscheiden sich durch nichts von den vor Weißlicht erhaltenen. Abb. 10a gibt die Beobachtungen für Marchantia und Lunularia unmittelbar wieder. Daraus geht hervor, daß im Gegensatz zu den Mitteilungen WEINERTs (1909) das „blaue" Licht grundsätzlich ebenso wirksam sein muß wie weißes Licht.

Das nächste Filter, VG 1 (2 mm) läßt vor allem grüne Strahlen hindurch, doch auch noch zu einem beträchtlichen Prozentsatz blaues Licht. Die Krümmungen weichen daher nicht wesentlich von den zuletzt besprochenen ab.

Durch GG 11 (4 mm) kommen in geringem Prozentsatz Strahlen von 460—500 mμ hindurch und maximal Licht mit Wellenlängen > 500 mμ. Diese Beleuchtung ist auch noch von deutlicher phototropischer Wirkung, besonders ausgeprägt bei genügend starken Lichtquellen (Abb. 10b). Noch sind die Rhizoide in allen Altersstadien umgekrümmt! Nur schwach ist eine Vergrößerung des Krümmungsradius bei einigen Haaren zu beobachten.

Das nun benutzte OG 4-Filter (2 mm) unterscheidet sich in dem Farbeindruck auf das menschliche Auge nur unwesentlich von dem vorhergehenden. Seine phototropische Wirksamkeit ist jedoch eine erheblich schwächere, so daß z. B. bei 100-Watt-Lampen überhaupt keine Krümmung mehr beobachtet wurde. Erst vor Lampen von 200 und 250 Watt treten noch Reaktionen auf (Abb. 10c). Sie bleiben aber auch hier nur sehr schwach und erfolgen nicht ausnahmslos. Auffällig ist die Erscheinung, daß gewöhnlich die Endpartien der Haare umgebogen sind, daß also die Krümmung in einem Zeitabschnitt erfolgte, in dem auch die Wachstumsfreudigkeit langsam abnahm. In jungen und jüngsten Stadien abgekrümmte Rhizoide sind nur ganz selten. Wir haben hier die gleiche Erscheinung, auf die schon in Kap. 6 hingewiesen wurde, daß nämlich auf schwächste phototropische Reize nur noch die alten, gerade im Einstellen des Wachstums begriffenen Rhizoide reagieren.

Hinter einem OG-1-Filter (2 mm) lassen sich selbst bei einer Dauerbeleuchtung mit einer 250-Watt-Lampe bei der geringen Entfernung von rund 25 cm keine Reaktionen mehr beobachten. Das gilt sowohl für Marchantia als auch für Lunularia (Abb. 10d). Die vom Filter durchgelassenen Wellenlängen > 497 mμ, also das Grün (etwas geschwächt), das Gelb, Orange, Rot und nahe Infrarot (diese fast ungeschwächt), sind also bei dieser Lichtintensität nicht mehr imstande, phototropische Erscheinungen auszulösen.

Als völlig wirkungslos erwiesen sich ferner die Filter OG 2, OG 3, RG 3 und RG 5 (je 2 mm), die ebenfalls geprüft wurden. Die

hinter diesen Farbgläsern gut, aber ungekrümmt weiterwachsenden Rhizoide stellte ich stets nachher noch vor einem BG 12-Filter auf, um mich davon zu überzeugen, daß das Material gut reaktionsfähig war. Es konnten dann in allen Fällen noch deutliche Krümmungen beobachtet werden, da sich ja immer noch in jeder Küvette unausgewachsene Haare in genügender Zahl befanden.

Obgleich die Versuche mit den Schottschen Filtern für unseren Zweck völlig ausreichende Aussagen über die Wirksamkeit des Lichtes verschiedener Wellenlänge zulassen, prüfte ich, in Hinblick auf die in Kap. 9 noch näher zu diskutierenden Angaben von WEINERT (1909), die phototropische Wirksamkeit der durch eine Kaliumbichromatlösung hindurchgegegangenen Strahlen. WEINERT gibt nur die Dicke der Flüssigkeitsschicht, 1,5 cm, an, nicht deren Konzentration oder ihre Durchlässigkeitskurve, so daß seine Versuche eigentlich nicht reproduzierbar sind. Bei gewöhnlicher Temperatur beträgt die Löslichkeit des Kaliumbichromats etwa 1 : 10. WEINERT kann also höchstens eine 10 %ige Lösung verwandt haben. Da die von mir benutzte Zeißsche Porzellanküvette 5 cm dick war, wählte ich zunächst eine Konzentration von 3 %, da diese einer 10prozentigen Lösung von 1,5 cm Schichtdicke entspricht. Es waren selbst bei Dauerbeleuchtung mit hohen Intensitäten weder bei Lunularia noch bei Marchantia irgendwelche Krümmungserscheinungen zu beobachten. Auf die Versuche mit schwächeren Konzentrationen von Kaliumbichromatlösungen wird bei den Untersuchungen mit Sonnenlicht eingegangen werden.

Fassen wir die bisherigen Beobachtungen bei der Benutzung künstlicher Lichtquellen zusammen:

Das Infrarot, Rot, Orange, Gelb, Gelbgrün und Grün von einer Wellenlänge größer als 497 mμ vermögen keine phototropischen Krümmungen mehr hervorzurufen. Denn selbst bei der Verwendung des Dauerlichtes einer 250-Watt-Lampe (vgl. Kap. 6) in einer Entfernung von 25 cm erweist sich das OG 1-Licht als unwirksam. Hinter OG 4 treten unter gleichen Umständen noch schwache Umkrümmungen auf. Dafür können in der Hauptsache nur jene Wellenlängen verantwortlich gemacht werden, die außerhalb des Durchlässigkeitsbereiches von OG 1 liegen, also das Gebiet zwischen 470 und 497 mμ[14]). Daraus geht her-

[14]) Diese Werte sind nämlich die Endpunkte der Durchlässigkeit für die von mir benutzten Filter OG 4 und OG 1. Man darf sich allerdings hierbei nicht allein auf die Kurven in den Listen des Schottschen Glaswerkes ver-

vor, daß die Grenze der spektralen Empfindlichkeit zwischen 470 bis 497 mμ zu suchen ist, wenn man die Versuche mit Lichtquellen der angegebenen Intensität anstellt. Immerhin wäre es denkbar, daß die äußersten Strahlen, die das OG 1-Filter gerade noch durchläßt, da wo die Filterkurve in die Abszissenachse einläuft, noch wirksam sein könnten, nur bei der gegebenen Intensität nicht zur Auswirkung kamen (vgl. Kap. 6). Bei noch höheren Intensitäten wäre daher eine kleine Verschiebung des bisher ermittelten Grenzintervalles nicht ausgeschlossen. Es schien mir aus diesem Grunde erwünscht, für die kritischen Filter die Versuche mit Sonnenlicht zu wiederholen.

b) Sonnenlicht.

Das Licht wurde von einem im Freien aufgestellten Heliostaten durch eine Öffnung in der Wand in die Dunkelkammer geworfen. Nachdem der Heliostat richtig einreguliert war, konnte ich hinter den lichtdicht vor die Wandöffnung gesetzten Filtern nach 8—9stündiger Bestrahlung folgende Tatsachen feststellen:

Hinter der 3 % Kaliumbichromatlösung (Schichtdicke 5 cm) und dem OG 2-Filter wuchsen auch hier die Rhizoide gerade weiter, so daß sich die Prüfung von RG 3 und RG 5 erübrigte. Hingegen zeigten mit OG 1-Licht bestrahlte Haare noch schwache, ausklingende Krümmungen. Die Erklärung ist, wie schon angedeutet, darin zu sehen, daß die alleräußersten kurzwelligen Strahlen, die von dem OG 1-Filter nur in geringen Spuren durchgelassen werden, bei der Verwendung der künstlichen Lichtquellen unter der Schwelle blieben, während ihre Intensität bei Sonnenlicht noch zur Krümmung ausreichte.

Durch diese Versuche mit höchsten Lichtintensitäten wird also der Schwellenwert der spektralen Empfindlichkeit ein Stückchen nach dem langwelligen Gebiet verschoben und fällt nun in den Bereich zwischen 497—524 mμ.

Im Hinblick auf die Ergebnisse WEINERTs prüfte ich in diesem Zusammenhange die Durchlässigkeit schwächerer Kaliumbichro-

---

lassen, die ja nur Näherungswerte angeben. Auch die den Farbgläsern beigefügten Durchlässigkeitszahlen reichen zur genauen Bestimmung der uns interessierenden Wellenlänge nicht aus. Man muß vielmehr mit Hilfe eines guten Spektralapparates den Endpunkt der Durchlässigkeit bei möglichst starken Lichtquellen unmittelbar selbst feststellen. Ich fand so für OG 2 (2 mm) 524, für OG 1 (2 mm) 497 und OG 4 (2 mm) 470 mμ.

matlösungen. Es ergab sich, daß eine 1,25prozentige Lösung von 1 cm Schichtdicke [15]) (oder eine etwa 0,83 prozentige 1,5 cm dick) Strahlen von ungefähr 490 mμ an durchläßt, daß ihre Durchlässigkeitskurve also annähernd in dem gleichen Gebiet beginnt wie die eines OG 1-Farbfilters. Läßt man Rhizoide von Marchantia und Lunularia bei Verwendung von Sonnenlicht hinter diesem Flüssigkeitsfilter weiterwachsen, so ist eine leichte phototropische Reaktion bei einem Teil der Haare unverkennbar. Ein Vergleich mit dem Krümmungsbild der Rhizoide vor Sonnenlicht + OG 1 zeigt ein grundsätzlich ähnliches Aussehen [16]). Die Versuche bestätigen also die Richtigkeit einer Annahme, die nach den Ergebnissen mit Schottschen Filtern vorauszusehen war. Wir haben in der 1,25 % Kaliumbichromatlösung (1 cm) eine Konzentration gefunden, von der an die Rhizoide bei Sonnenlicht erste Umkrümmungen erkennen lassen.

Kap. 9. Diskussion der Untersuchungen WEINERTs.

Wir müssen jetzt die bereits mehrfach erwähnten phototropischen Versuche von WEINERT (1909) mit Lebermoosrhizoiden näher betrachten. Um etwas über die Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes aussagen zu können, untersuchte er zunächst ihr Verhalten hinter einer Kaliumbichromatlösung. Auf Grund seiner Beobachtungen stellt er fest: „Es ergibt sich also der Schluß, daß die Strahlen der rot-gelben Spektralhälfte, welche bei den meisten Pflanzen keine oder nur eine schwache heliotropische Krümmung bewirken, auf die Rhizoide der Brutknospen einen fast ebenso starken Einfluß ausüben wie weißes Licht“ (S. 218/19). Meine Versuche haben eindeutig und klar gezeigt, daß es unmöglich ist, mit den von einer konzentrierten Kaliumbichromatlösung (Schichtdicke 1,5 cm) durchgelassenen Strahlen selbst bei Verwendung von Sonnenintensität „regelmäßige, fast 90° starke, negativ heliotropische Krümmungen“ zu erhalten.

Wie kann man sich WEINERTs merkwürdige Versuchsergebnisse erklären?

---

[15]) Diese Lösung ist noch deutlich gefärbt, zeigt jedoch im Vergleich zu der maximal-prozentigen, orangeroten einen auffallend hellgelben Farbton.

[16]) Eine völlig übereinstimmende phototropische Wirkung kann man nicht erwarten, da die prozentuale Schwächung der einzelnen Wellenlängen durch Farbglas und Flüssigkeitsfilter seltbstverständlich nicht identisch ist.

Es wäre möglich, daß falsches Licht die Rhizoide traf. Werfen wir einen Blick auf seine Versuchsanordnung: Die Brutkörper waren in bestimmter Weise (vgl. WEINERT 1909, S. 217) in Glasschalen ausgepflanzt. Zur Untersuchung des Heliotropismus bei rotem und blauem Licht kamen diese in vierseitigsäulenförmige Holzkästen. „Die eine Seite der Kästen wurde durch eine Glasküvette mit Glaspfropfenverschluß von 15 mm Lumenweite gebildet." „Die Küvetten waren gefüllt mit Lösungen von Kalibichromat für rotes bis gelbes und Kupferoxydammoniak für blaues Licht." „Durch Verstopfen mit schwarzer Watte war dafür gesorgt, daß Lichtstrahlen nur durch die Küvette ins Innere des Kastens dringen konnten" (S. 217). WEINERT selbst betont, daß „es bei diesem Versuche ganz besonders auf Genauigkeit in der Versuchsanordnung ankam." Auch führte er Kontrollversuche mit Keimlingen von Avena und Brassica durch. Diese überzeugen freilich nicht ganz. Denn für Brassica wird nur angegeben, daß die Keimlinge nach 4 Std. noch keine Reaktion zeigten. Der Kasten bekam zwar Licht von Süden, der Versuch wurde aber Mitte Dezember ausgeführt, und es wird nicht gesagt, ob es ein klarer oder trüber Tag war. Avena hatte Anfang Januar nach 24 Stunden (während deren also b e s t e n f a l l s etwa 8 Std. helles Tageslicht herrschte!) schwache Krümmungen ausgeführt. — Die Rhizoide erschienen nach 4—5 Tagen; erst am 7. zeigte Marchantia die auf seiner Abb. 7 wiedergegebene Reaktion. Seine Versuchsanordnung war nun aber so beschaffen, daß die Glasschalen mit den Brutkörpern zur Beobachtung der Ergebnisse unbedingt aus dem Kasten herausgenommen werden mußten. Wie oft dies geschah, wie lange sie draußen standen, und ob während dieser Zeit eine Belichtung mit Weißlicht ausgeschlossen war, wird nicht gesagt. Es bleibt also die Möglichkeit offen, daß sich hier ein Versuchsfehler eingeschlichen hat.

Eine andere Möglichkeit, seine Resultate zu erklären, wäre die, daß er bei Herstellung seiner Farblösung eine sehr schwache Konzentration gewählt hat, so daß noch ein ausreichender Prozentsatz phototropisch wirksamen Lichtes durch die Flüssigkeit hindurchgelassen wurde. Wie in Kap. 8 mitgeteilt wurde, kann man hinter einer 1,25 % Kaliumbichromatlösung (1 cm) bei Sonnenlicht äußerst schwache Umkrümmungen beobachten. Um also so ausgeprägte Reaktionen zu erhalten, wie sie WEINERT in seiner Abbildung wiedergibt, müßte er bei einer Schichtdicke von 1,5 cm mit einer noch bedeutend schwächeren Konzentration als 0,8 % gearbeitet

haben. Nun ist aber schon dieses Lichtfilter auffallend hellgelb. Ich kann mir daher kaum vorstellen, daß WEINERT eine noch schwächere und daher noch durchscheinendere Lösung benutzt hat; denn hinter einer solchen hätte Avena sehr ansehnliche Krümmungen ausführen müssen. Auch stimmt sein spektroskopischer Befund (S. 218) nicht zu einer so stark verdünnten Lösung. Daher hat dieser Deutungsversuch nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich. Aber was für eine Ursache auch immer die Krümmung in WEINERTs fraglichem Versuch hervorgerufen haben mag: s i c h e r n i c h t ist es die rot-gelbe Hälfte des Spektrums gewesen! Denn ich kann mir nicht denken, daß sein Material so grundsätzlich anders reagiert haben sollte als das meine, das von verschiedenen Standorten stammte und zu verschiedenen Jahreszeiten geprüft worden ist. Zudem sind BUDER und CH. THAIS in älteren unveröffentlichten Versuchen ebenfalls zu dem Ergebnis gekommen, daß im Rot (hinter RG 2, 2 mm) bei langfristiger Beleuchtung keine Krümmungen erfolgen [17]). Dagegen möchte ich der kurzen Bemerkung von GERTZ (1926, S. 45), der die WEINERTschen Angaben bestätigen zu können glaubt, keine allzugroße Bedeutung beimessen. Seine Untersuchungen gelten ja in der Hauptsache ganz anderen Fragen, der Phototropismus wird nur ganz beiläufig gestreift. Systematische, eigens auf d i e s e n Punkt gerichtete Versuche scheint er offenbar nicht durchgeführt zu haben. Möglicherweise liegt hier eine Verwechslung mit der Wirkung des roten und blauen Lichtes auf das A u s t r e i b e n der Rhizoide vor, die schon WEINERT richtig erkannt hatte.

Noch verblüffender sind die Ergebnisse WEINERTs für blaues Licht: „Blaues Licht zeigt weder bei Brutknospen- noch bei Thallusrhizoiden heliotropischen Einfluß“ (S. 230).

Hier muß offenbar ein grober Versuchsfehler unterlaufen sein. Betrachten wir die von ihm gewählte Versuchsmethode und seine Kulturbedingungen:

Die Brutknospen wurden ausgesät auf mit Fließpapier umhüllten Objektträgern, die auf ⌐¬ förmig gebogenen Glasstäben in runden Glasschalen ruhten. „Das bei der späteren Beleuchtung an der Eintrittsstelle des Lichtes gelegene Bänkchen war aus einer

---

17) Ähnliche Beobachtungen machte BUCH (1922), der das Verhalten der T h a l l i untersuchte. Bei rotem Licht erfolgte genau wie in Dunkelheit keine heliotropische Reaktion. „Dies lehrt, daß auch bei den Lebermoosen das rote Licht in der Tat keine phototropische Reizwirkung ausübt“ (S. 41).

Kapillare verfertigt, um den Lichtstrahlen möglichst ungehinderten Eintritt zu gewähren" (S. 215). Ein Docht aus Fließpapier leitete über die hintere Glasbank das in der Schale befindliche Wasser — eine nähere Angabe über seine Beschaffenheit fehlt — zu den Brutknospen. Schwarzes Papier umkleidete die Schalen. Zur einseitigen Beleuchtung der Brutkörperchen wurde bei der vorderen Glasbank ein 3 cm^2 großer Spalt in die schwarze Umhüllung der Glasschalen geschnitten, durch den das Licht in der Längsrichtung des Objektträgers einfiel. „Das Ganze war mit einem Glasdeckel zugedeckt, so daß der Raum im Innern dampfgesättigt war." „Die Untersuchungen wurden mit einem Horinzontalmikroskop durchgeführt" (S. 215). Wie das bei dieser Versuchsanordnung geschah, ist mir schlecht vorstellbar. Ich kann mich nur der Vermutung von BISCHOFF (1913, S. 3—4) anschließen, der annimmt, daß die feuchten Kammern während des Mikroskopierens geöffnet wurden. „Daß aber der dabei eintretende trockene Luftstrom eine Schädigung der Rhizoiden bedingen konnte und tatsächlich auch bedingt hat, ist klar" (S. 4). Es nimmt bei dieser Versuchsanordnung nicht wunder, daß die Haare häufig kollabierten und, im ganzen betrachtet, äußerst schlecht wuchsen. Warum allerdings dieser Mißstand sich bei den Versuchen mit einer Kaliumbichromatlösung nicht im gleichen Sinn auswirkt wie bei den hinter einer Kupfersulfatlösung wachsenden Haaren, soll dahingestellt bleiben.

Bei den Versuchen mit blauem Licht spricht WEINERT selbst von einem Unklarwerden der Resultate (S. 219). Unverständlich bleibt nur, daß der Verfasser bei Material, das gar nicht oder kaum im blauem Licht weiterwuchs oder bei weiterwachsenden Kulturen, bei denen „die längeren Rhizoiden schon kollabierten" (S. 219), eine so weitgehende Schlußfolgerung zieht.

Wie mir Herr Prof. BUDER mitteilt, hat auch er in älteren Versuchen im Blau ausgezeichnete Reaktionen erhalten, ebenso CH. THAIS 1932 hinter einem BG 4-Filter (2 mm), das in seiner Durchlässigkeit dem von mir benutzten sehr ähnlich ist. Durch diese und meine eigenen Versuche dürften die Angaben von WEINERT über die phototropische Unwirksamkeit von Blau und Violett wohl ebenso endgültig widerlegt sein, wie die über die Wirksamkeit von Rot, Orange und Gelb. Ich habe WEINERTs Ergebnisse deshalb so ausführlich besprechen müssen, weil sie in der neueren Literatur als erwiesene Tatsachen angesehen werden und erst kürzlich von DU BUY und NUERNBERGK (1932, S. 393 u. 394) mit besonderem Nachdruck hervorgehoben worden sind.

Die Rhizoide stellen also keinen abweichenden neuen Typus dar, wie man nach WEINERT glauben sollte, sondern reihen sich zwanglos in die bekannten Daten der Farbenempfindlichkeit ein, wie sie vor allem für Avena und Phycomyces eingehend studiert wurden (z. B. BLAAUW 1909, BUDER 1932).

Zwar haben meine Versuche keine Empfindlichkeitskurve geliefert, aber man gewinnt aus den Beobachtungen durchaus den Eindruck, daß die Krümmungen hinter BG 12 und Weiß fast gleichwertig, also die blauen und violetten Strahlen für die Rhizoide von ausgeprägt starker phototropischer Wirkung sind. Man muß hier freilich scharf trennen zwischen phototropischer Wirksamkeit auf die schon vorhandenen Rhizoide und der Entwicklungsanregung ruhender Rhizoidinitialen; denn dabei ist es gerade umgekehrt wie beim Phototropismus: Das Austreiben der Rhizoide wird gerade durch langwelliges Licht angeregt, während das kurzwellige fast wie völlige Dunkelheit wirkt, so daß gar keine oder nur wenige und kümmerliche Rhizoide gebildet werden (vgl. Kap. 3c).

E. Reaktionen der Rhizoide in Flüssigkeiten.

Kap. 10. Umkehrung der Krümmungsrichtung in Paraffin.

Nachdem durch zahlreiche Versuche die äußerlich sichtbaren Endreaktionen der Rhizoide auf einseitig wirkende Lichtreize klargestellt waren, sollte versucht werden, das Zustandekommen der phototropischen Krümmungen näher zu analysieren. Die folgenden Untersuchungen werden zeigen, daß auch für dieses Objekt die Richtung des Lichtes als solche bedeutungslos ist. Meine Betrachtungen knüpfen an den Inversionsversuch von BUDER (1918) an, der einen schlagenden Beweis gegen die Richtungshypothese lieferte. Hier wurde gezeigt, daß die bekannte positive, phototropische Reaktion von Phycomyces sehr leicht in eine negative umgekehrt werden kann, wenn man die Sporangienträger während der Beleuchtung nicht wie gewöhnlich in Luft, sondern in Paraffinum liquidum weiter wachsen läßt. WIECHULLA (1934, S. 372) weist in einer Anmerkung darauf hin, daß BUDER weitere Versuche in dieser Richtung durchgeführt hat. Diese zeigten, daß „sich der Inversionsversuch nicht nur mit den Sporangienträgern ver-

schiedener Pilze, sondern auch mit den Rhizoiden der Marchantiaceen anstellen läßt", die sich dabei positiv krümmen [18]).

Gestützt auf die hierbei gewonnenen Erfahrungen konnte die Versuchstechnik vervollkommnet und die Untersuchungen in mannigfacher Weise variiert und ausgebaut werden.

Die für Beobachtungen in Paraffinum liquidum in geeigneter Weise bepflanzten Küvetten (Kap. 4) kamen vor dem Lampenkasten

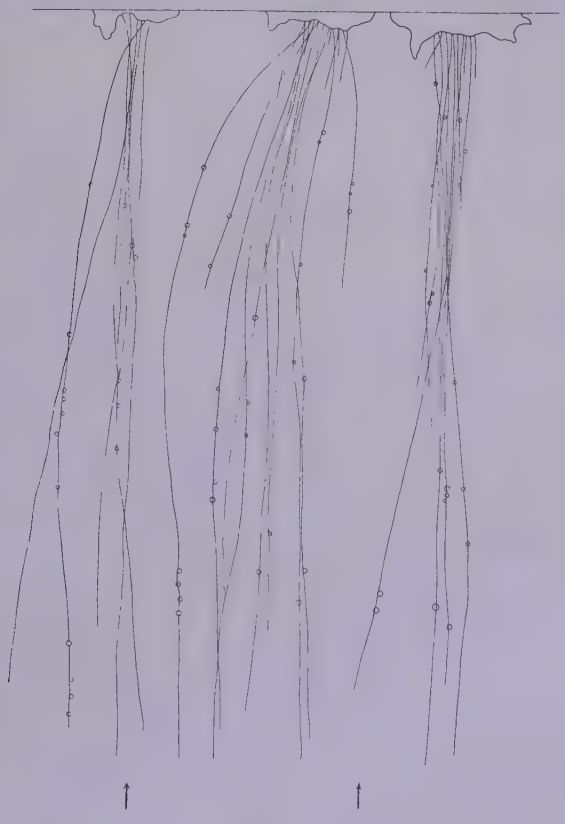


Abb. 11.

Rhizoide von Marchantia nach viertägigem Wachstum in Paraffinum liquidum, von unten beleuchtet. Vergr. 10.

(Kap. 5) zur Aufstellung. Man möchte erwarten, daß das Paraffin als völlig ungewohntes, ja geradezu unnatürliches Medium die Entwicklung störend beeinflussen könnte. Wie weit das zutrifft,

---

[18]) Die ersten Versuche dieser Art wurden von BUDER bereits 1921 und 1922 angestellt. 1932 führte sie Ch. THAIS in Breslau mit dem gleichen Erfolge durch, doch sind diese Ergebnisse nicht veröffentlicht worden.

wenn man die Brutknospen wochenlang in dieser Weise kultiviert, soll unentschieden bleiben und ist auch für uns gänzlich belanglos. Während der Zeiten, die ich für meine Versuche brauchte und noch weit darüber hinaus [19]), zeigen die Haare jedoch ein erfreuliches, auffällig gutes Wachstum. Abb. 11 zeigt Rhizoide von Marchantia, die ich, einen Tag nach der Aussaat der Brutknospen, in Paraffin weiterwachsen ließ. Von unten mit einer 15 cm entfernten 15-W-Lampe beleuchtet, hatten sie nach vier Tagen die aus der Zeichnung ersichtlichen, erstaunlichen Längen (teilweise bis 1 cm) erreicht.

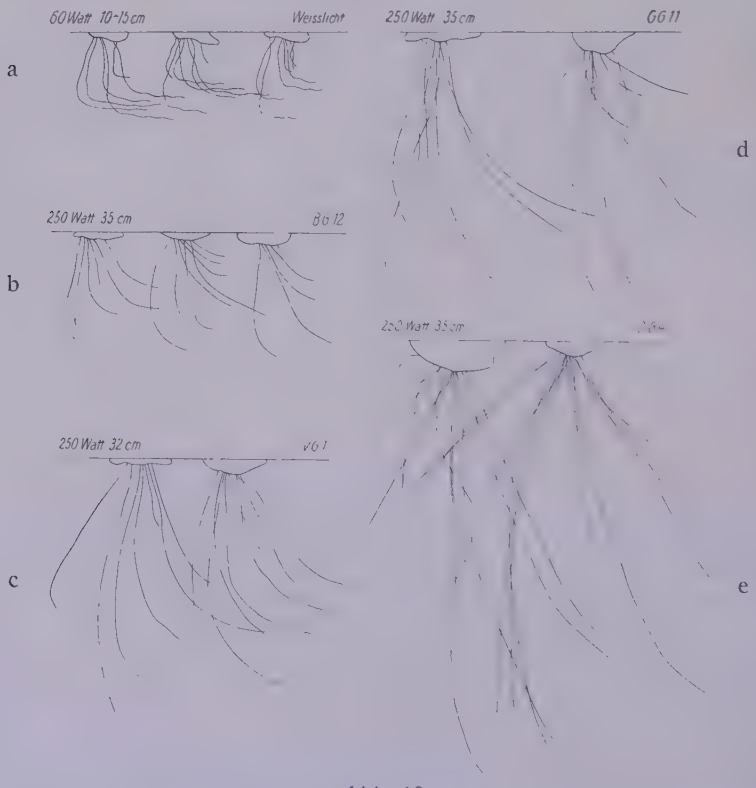


Abb. 12.
Marchantia. Positive Krümmungen in Paraffinum liquidum vor Weißlicht und verschiedenen Farbfiltern. Licht von rechts. Rhizoide in Par. 24—48 Std. nach Aussaat der Brutkörper. Gezeichnet 24—39 Std. nach Beginn der Belichtung. (Wegen der Verschiedenheit der Länge vgl. Kap. 6.) Vergr. 10.

[19]) GERTZ (1926, S. 36) beobachtete, daß Brutkörper, die in der Grenzschicht zwischen Paraffinum liquidum und Wasser ausgesät waren, noch nach 14 Tagen einen völlig gesunden Eindruck machten, und die Rhizoide, die sich nach oben im Öl entwickelt hatten, eine starke Verlängerung aufwiesen.

Wie verhalten sich nun die in Par. liqu. befindlichen Rhizoide bei seitlich einfallendem Licht? Sowohl bei Marchantia als auch bei Lunularia krümmen sie sich mehr oder weniger rechtwinklig um und wachsen auf die Lichtquelle zu, reagieren also p o s i t i v ! Die Haare wurden nun in genau der gleichen Weise, wie in Kap. 8 angegeben, auf ihre spektrale Empfindlichkeit geprüft. Es kommen dieselben Grenzwerte heraus, und es lassen sich an dem Verlauf der Krümmungen vor den verschiedenen Filtern die gleichen Beobachtungen anstellen wie für die in Luft wachsenden Rhizoide. Als Beispiel sei eine in Paraffin wachsende Serie (Abb. 12) von Marchantia-Rhizoiden abgebildet, die die einzelnen Ergebnisse unmittelbar erkennen läßt.

Einen beiläufig in diesem Zusammenhang durchgeführten Versuch möchte ich nicht versäumen zu erwähnen. Er veranschaulicht das Verhalten der Rhizoide, die in Paraffinum liquidum unter phototropisch verschieden wirksamem Oberlicht weiterwachsen. Unter Rotlicht verlängern sich die Haare, der Lage und Anordnung der Rhizoid-Initialen entsprechend (vgl. Kap. 3c), geradeaus weiter und bilden daher ein auseinanderspreizendes Büschel (Abb. 13 a). Ganz anders ist der Erfolg bei weißem Oberlicht (Abb. 13 b): Alle peripheren Rhizoide sind in einem eleganten Bogen rückwärts nach oben gekrümmt, also entgegen der Richtung, die ihnen die Schwerkraft vorschreibt. Nur einige mittlere sind bisweilen gerade geblieben. Die Erklärung liegt auf der Hand. Die schräg nach außen vorstoßenden Randrhizoide gelangen bald unter irgend einem Winkel in den Bereich der senkrecht von oben kommenden Strahlung und krümmen sich daher — infolge des positiven Phototropismus — der Lichtquelle zu. Die mittleren Rhizoide wachsen entsprechend der Lage ihrer Initialen senkrecht nach unten. Sie bleiben dabei entweder im Schatten des Brutkörpers oder werden nur streifend von den Lichtstrahlen getroffen. Eine Krümmung tritt daher bei diesen Haaren nicht auf. Der Gegenversuch mit weißem Unterlicht zeigt sowohl bei Lunularia (Abb. 13c) als auch bei Marchantia (vgl. hierzu Abb. 11) ein auffällig senkrecht ausgerichtetes Wachstum. Bei den ursprünglich schräg der Brutknospe entsprossenen Haaren tritt das besonders deutlich in Erscheinung. Daß für diesen Erfolg nicht etwa der Geotropismus verantwortlich gemacht werden darf, zeigten schon die Versuche mit rotem Oberlicht, bei denen die Rhizoide — phototropisch ungereizt — lediglich dem Einfluß der Schwerkraft unterworfen waren und das schon mehrfach erwähnte auseinanderspreizende Büschel bildeten. In

diesem Zusammenhang sei eine Bemerkung über den Geotropismus der Rhizoide gestattet. Die geotropische Reizbarkeit ist so gering, daß man sie völlig unberücksichtigt lassen kann. Wie schwach sie

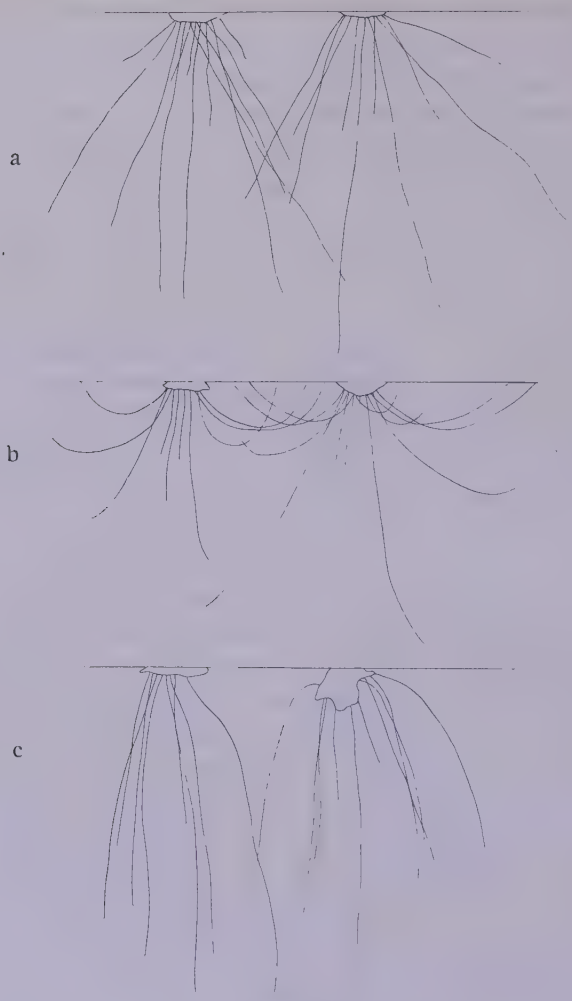


Abb. 13.

Lunularia in Paraffinum liquidum
a unter rotem, also phototropisch unwirksamem Oberlicht; b unter weißem Oberlicht; c über weißem Unterlicht. Lichtquelle für b u. c 25-Watt-Opallampe, 18 cm entfernt. Näheres im Text. Vergr. 10.

ist, beweist deutlich die Tatsache, daß man sie wiederholt abstritt (DACHNOWSKI 1907, WEINERT 1909). Erst die Untersuchungen von BISCHOFF (1913, S. 39) und LANGER (1919,

S. 271) bestätigen wieder die schwachen, bereits von PFEFFER (1871, S. 93) beobachteten Reaktionen auf die Anziehungskraft der Erde. Diese Forscher stimmen aber alle in der Feststellung überein, daß der Geotropismus der Wurzelhaare so unbedeutend ist, daß schon minimale, das Rhizoid treffende Lichtmengen ihn verdecken können[20]).

Wie ist nun der positive Phototropismus der Rhizoide in Paraffin zu verstehen? Es gelten hier offenbar die gleichen Betrachtungen, wie sie BUDER (1918) für Phycomyces veröffentlichte: „Es liegt nahe, die Inversion auf das Konto der veränderten Lichtbrechung zu setzen: Wird doch durch das Untertauchen in Paraffinum liquidum (Brechungsindex 1,47) die konvexe Cylinderlinse des Sporangienträgers in eine konkave verwandelt, so daß die Bestrahlung der Vorder- und Rückwandung dadurch wesentlich verändert wird" (S. 105). Die Reaktionen meines Versuchsobjektes müßten dementsprechend folgendermaßen erklärt werden: Bei dem in Luft befindlichen Rhizoid werden die parallel auffallenden Lichtstrahlen auf die Hinterwand zu gebrochen, so daß deren mittlere Partie wesentlich heller beleuchtet wird als die gegenüber liegende Flanke. Da nun eine negative Krümmung erfolgt, muß bei unserem Objekt die stärkere Beleuchtung eine Wachstumshemmung hervorgerufen haben. Bei dem in Paraffin befindlichen Rhizoid verlaufen die Strahlen divergent. Jetzt ist die dem Licht zugekehrte Seite die stärker beleuchtete, müßte also im Wachstum relativ gehemmt werden, woraus sich dann die beobachtete positive Krümmung zwangsläufig ergäbe.

Diese Überlegungen gelten also nur unter der Voraussetzung, daß das Licht hemmend auf das Wachstum der Haare einwirkt, also gerade umgekehrt wie bei Phycomyces. Diese Voraussetzung eingehend zu prüfen, ist das Ziel der Kap. 14 und 15. Die hierfür nötigen Untersuchungen mußten in Wasser durchgeführt werden, darum sei zunächst dem Verhalten der Rhizoide in diesem Medium einige Aufmerksamkeit geschenkt.

Kap. 11. Verhalten in Wasser.

a) Allgemeine Bemerkungen über das Wachstum der Haare.

Nach Abschluß der Untersuchungen in Luft und Paraffin ist es nun von besonderem Interesse zu sehen, wie sich die Rhizoide

---

[20]) Auch für die Ausbildung der Dorsiventralität der Brutkörper spielt nach FITTING (1935, S. 367 ff.; 1936, S. 723) die Schwerkraft anderen Faktoren gegenüber eine untergeordnete Rolle. Das gilt in erster Linie für Lunularia.

in Wasser verhalten, das ja in seinem Brechungsindex zwischen den eben genannten Medien liegt, so daß jedenfalls keine so starken Strahlenkonzentrationen auf einer Flanke des Haares zustandekommen können wie zum Beispiel in Luft.

Für Untersuchungen in Wasser sind die Rhizoide besser geeignet als viele andere Objekte. Zwar hat man unter Umständen mit Schwierigkeiten zu kämpfen, wenn man ohne Erfahrungen mit ihnen zu arbeiten beginnt. Doch sind erst einmal optimale Kulturbedingungen gefunden (vgl. Kap. 3 und 4), so treten, wie schon erwähnt, keine Anomalien auf. Die Rhizoidinitialen treiben meist rascher aus als in Luft und entwickeln sich zu gesund aussehenden Haaren mit normal gestalteten Spitzen (vgl. Kap. 3a).

Eine Wachstumseigenart möchte ich jedoch nicht zu erwähnen versäumen. Die Haare zeigen, nachdem sie glatt ausgewachsen sind und eine bestimmte Länge erreicht haben, zwar nicht immer, aber doch hin und wieder ein eigentümlich geschlängeltes Wachstum. Ähnliche Beobachtungen lassen sich unter Umständen auch in Paraffin machen (Abb. 12 a). In Abb. 14 ist diese Erscheinung, die jedoch fast ausschließlich in den älteren und ältesten Partien auftritt, deutlich zu sehen. SOKOLOWA (1897, S. 7) schreibt, daß die von ihr untersuchten Haare „niemals streng geradlinig, sondern stets wellen- und knieförmig oder spiralig gekrümmt waren". Das kann ich nach meinen Erfahrungen nicht bestätigen. Es lassen sich selbst unter alten Rhizoiden immer genug glatt wachsende finden; die große Schwierigkeit besteht nur darin, einem mittellangen, noch gerade wachsenden Haar anzusehen, ob es auch noch während der nächsten 10 Stunden genau so glatt weiter wachsen wird. Und diese Forderung mußte bei den in Kap. 13, 14, 18 und 19 folgenden Versuchen für solch ausgedehnte und auch noch längere Zeiträume erfüllt sein. HABERLANDT (1889, S. 6) beobachtete diese wellenförmigen Krümmungen — er nennt sie „undulierende Nutationen" — gleichfalls nur an alten Rhizoiden, z. B. von Lunularia. Nach meinen Erfahrungen treten sie bei Lunularia nicht so ausgeprägt und nicht so häufig auf wie bei Marchantia. Diese geschlängelt wachsenden Partien der Haare waren für Wachstumsmessungen nicht gerade empfehlenswert. Doch man war ja gar nicht auf sie angewiesen. Wie die Versuche in Luft und Paraffin gezeigt haben, und wie wir es für Wasser noch sehen werden, sind die jungen und jüngsten Rhizoide bei genügend hohen Intensitäten für Lichtreize genau so empfindlich wie die mittellangen und alten. Es bestanden also gar keine Bedenken dagegen, alle feineren und

schwierigeren Messungen hauptsächlich an jungen Rhizoiden durchzuführen, die sich unter meinen Versuchsbedingungen gerade durch ein besonders erfreuliches, glattes Wachstum auszeichneten. Ergänzende Beobachtungen an alten Haaren konnten außerdem jederzeit bestätigen, ob die Ergebnisse Allgemeingültigkeit besitzen; denn wie die Bildprotokolle zeigen, gibt es besonders bei Lunularia genug Rhizoide, die auch in höherem Alter glatt und gerade wachsen.

Ein wie günstiges Objekt für Wasseruntersuchungen die Rhizoide sind, wird besonders klar, wenn man andere einzellige, lichtempfindliche Organe zum Vergleich heranzieht: Ältere Sporangienträger von Phycomyces zum Beispiel vertragen es als ausgesprochene Luftorgane im allgemeinen überhaupt nicht, in Wasser untergetaucht zu werden. Nur mit Kunstgriffen ist es möglich, sie in diesem ungewohnten Medium eine Zeitlang zu erhalten. Nach einigen Tagen wachsen sie jedoch zu Myzelien aus, vgl. GÖTZE (1918).

b) Lichtreizbarkeit zu verschiedenen Jahreszeiten und vor verschiedenen Filtern.

Wenden wir uns nach diesen das allgemeine Wachstum betreffenden Erörterungen wieder der Lichtreizbarkeit zu. Setzt man junge, in Wasser befindliche Sporangienträger von Phycomyces, die noch keine Köpfchen gebildet haben, einseitiger Beleuchtung aus, so bleiben sie gerade, obgleich sie weiter wachsen und auch noch geotropische Reaktionen ausführen können (BUDER 1920).

Nach zahlreichen Versuchen, die BUDER schon 1920 durchführte und in späteren Jahren auch zum Teil von seinen Schülern ausführen ließ, schien es so, als ob die Rhizoide von Marchantia sich in Wasser auch regelmäßig so verhalten, also trotz einseitiger Beleuchtung gerade weiter wachsen. Um so überraschter war ich, daß sich mein Material (Marchantia aus Greifswald weibl. Rasen und Lunularia aus dem Breslauer Botanischen Garten) durchgehend anders verhielt, als ich im Februar 1937 mit diesen Untersuchungen begann. Es traten in Wasser die ausgeprägtesten, auffälligsten Krümmungen auf. Nach durchschnittlich 1½ Stunden war mit schwachen Vergrößerungen selbst bei den kleinsten jüngsten Haaren ein Umbiegen der Spitze festzustellen. Nach 24—36 Stunden wuchsen die Rhizoide, wie in Luft beinahe rechtwinklig umgebogen und geradezu parallel ausgerichtet, waagerecht durch die Flüssigkeit

in allen Höhen übereinander von der Lichtquelle fort (Abb. 14 a und b). In den horizontal wachsenden Partien tritt eine stärkere Neigung zu geschlängeltem Wachstum zutage.

Das phototropische Verhalten von Marchantia begann sich in den ersten wärmeren Frühlingsmonaten stetig zu ändern. Zunächst waren es nur einige (Abb. 14 c), doch sehr bald schon alle Haare (Abb. 14 d), die selbst bei Dauerbeleuchtung keine Krümmung mehr erkennen ließen. Meine Bemühungen, wieder solche Brut-

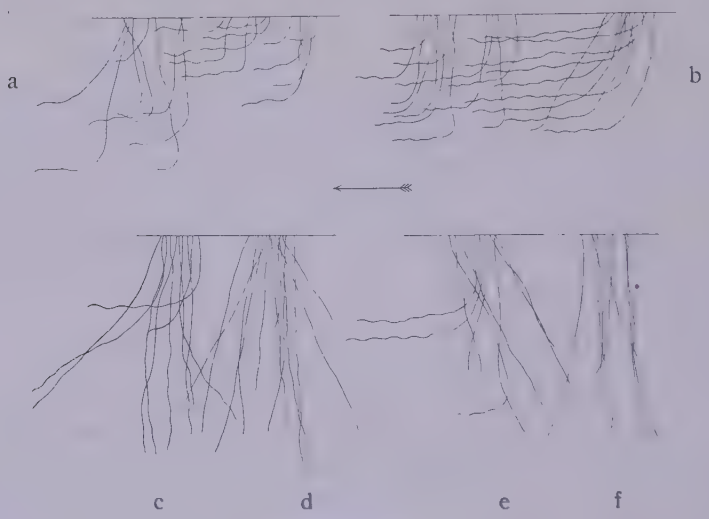


Abb. 14.

Verschiednes Verhalten in Wasser befindlicher Rhizoide; Marchantia (links) und Lunularia (rechts) bei phototropisch wirksamem, von rechts einfallendem Licht.

a u. b stark ausgeprägte, negative Umkrümmungen in allen Altersstadien,
c u. e Nachlassen der Krümmungsfreudigkeit,
d u. f ungestörtes, gerades Weiterwachsen.

Alter der Kulturen durchschnittlich 24 Stunden; gezeichnet 24—36 Stunden nach Beginn der Belichtung. Vergr. 10.

körperchen zu finden, deren Rhizoide sich in Wasser bei einseitig wirkendem Licht negativ phototropisch krümmen, hatten keinen Erfolg, obgleich ich ausgiebig suchte. Vergeblich probierte ich Material aus, das aus anderen botanischen Gärten stammte: Würzburg, Bonn. Jede Exkursion benutzte ich, um neue Marchantiastämme zu sammeln: Einen Rasen von einem Stein in der Wölfel, den das klare, kalte Bergwasser umspülte, einen anderen von den Mauern der Festung in Glatz, Thalli von einer alten Treppe in

Brückenberg im Riesengebirge, von den Spieglitzer Seefeldern (Glatzer Schneeberg), einen Überzug von einem Felsen der Breitach-Klamm (Allgäu) und einen Mischrasen von Funaria hygrometrica und Marchantia polymorpha aus einem Mühlgraben in Bad Tiefenbach. In allen Fällen zeigten die in Wasser wachsenden Rhizoide bei einseitiger Beleuchtung keine Krümmungen, genau so wie das früher von BUDER geprüfte Material. Daß sie trotzdem reaktionsfähig waren, geht aus Kap. 18 und 19 hervor.

Wie verhielten sich die Haare von Lunularia? Während der Sommermonate stellte ich auch hier bei den Brutknospenrhizoiden des bis dahin benutzten Klons ein Nachlassen der Krümmungsfreudigkeit fest (Abb. 14 e) und schließlich ein gerades, ungestörtes Weiterwachsen trotz einseitig einfallenden Lichtes (Abb. 14 f). Ich griff auf das Ausgangsmaterial im Kalthaus des Botanischen Gartens zurück. Hier fand ich unter den Rasen, die die Ericaceen-Töpfe überziehen, sehr bald einen solchen, dessen Brutknospenrhizoide klare, deutliche Reaktionen zeigten. Es scheint also bei diesem Moos möglich zu sein, nebeneinander bei verschiedenen Kulturbedingungen, die ich noch nicht näher angeben kann, Rasen zu ziehen, die für die besprochenen Versuche verschieden reagierendes Material liefern. Der Fall, daß die Rhizoide sich nicht krümmen, ist hier seltener, während ich bei Marchantia bis jetzt während der Sommermonate immer nur sich nicht krümmende Haare beobachten konnte.

Mit dem Material, dessen in Wasser befindliche Rhizoide vor Weißlicht gute phototropische Reaktionen gezeigt hatten, wurde auch eine Reihe von Versuchen mit farbigem Licht durchgeführt. Die Versuchsbedingungen waren die gleichen wie bei den Beobachtungen in Luft wachsender Haare (Kap. 7). Vor den Filtern BG 12 und VG 1 traten ausgeprägte Umkrümmungen auf, vor GG 11 wurden sie schwächer und vor OG 4 klangen sie aus. Das langwellige Licht von 497 mμ an konnte bei Benutzung künstlicher Lichtquellen auch hier keine Reaktionen mehr auslösen. Es erweisen sich also für die in Wasser kultivierten Rhizoide die gleichen Wellenlängen als wirksam bzw. unwirksam wie für die in Luft oder Paraffin befindlichen Haare.

c) Auswertung der Ergebnisse, Literaturangaben.

Betrachten wir nun noch überschauend die Ergebnisse dieses Kapitels und ihre mögliche Deutung. Für die gerade gebliebenen Rhizoide haben hier dieselben Überlegungen zu gelten wie für

Phycomyces (BUDER 1920, S. 10 ff.). Für die Haare, die sich gekrümmt haben, müßten die Verhältnisse grundsätzlich ähnlich liegen, wie wir es für Luft angenommen haben. Es müßten also auch hier die Strahlen auf der Hinterwand konzentriert werden. Freilich kann die Konzentration sicher nicht so hoch sein wie in Luft; aber die Tatsache, daß eine Krümmung auftritt, zeigt, daß sie genügend groß ist, um einen ausreichenden Unterschied im Wachstum verschiedener Flanken hervorzurufen; — immer natürlich unter der Voraussetzung, daß Strahlengang und Lichtwachstumsreaktion die entscheidenden Faktoren für das Zustandekommen der phototropischen Reaktionen sind. — Schwierigkeiten macht nur die Feststellung, daß bei dem gleichen Material zu einer Jahreszeit Krümmungen auftreten, während sie in einer anderen Jahreszeit ausbleiben.

Auf ein ungleiches Verhalten der Haare äußeren Reizen gegenüber hat schon PFEFFER (1885, S. 529) hingewiesen. Er glaubte, daß die vorangegangenen Entwicklungsbedingungen eine Rolle spielen. BUCH (1922) führt das ungleiche physiologische Verhalten der sich aus den Brutkörpern entwickelnden Marchantia-Thalli auf „Lichtstimmungen" bei diesem Moos zurück. Von besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhang die umfassenden und tiefdringenden Versuche, die FITTING (1935—1938) durchführte. Bei der Untersuchung der Thallusausbildung aus den Brutknospen (zum Licht hingewendet oder mit den Oberseiten vom Licht abgewandt, isolateral oder geflügelt) stellt FITTING auffällige Unterschiede fest. Er beobachtet (1938, S. 117), daß die Brutkörper „je nach ihrer Stimmung, die mehr oder weniger von der Jahreszeit, überhaupt von den jeweiligen Kulturbedingungen" abhängt, ein ungleiches Verhalten zeigen. Diese Stimmungen werden, wie er experimentell nachwies, durch Licht und Wärme in den Brutkörpern erzeugt, „schon wenn sie sich noch in den Brutbechern befinden" (1938, S. 215).

Vielleicht ist das verschiedene physiologische Verhalten der Marchantia-Rhizoide durch ähnliche äußere Ursachen bedingt. Eine genauere Kenntnis dieser Ursachen würde es dann gestatten, nebeneinander verschieden gestimmtes, zuverlässig und eindeutig reagierendes Material zu züchten, wie ich es bei Lunularia in dem erwähnten Kalthaus vorfand.

Worin können die Unterschiede in den Rhizoiden bestehen, die für Eintreten oder Ausbleiben der phototropischen Krümmungen in Wasser verantwortlich zu machen sind?

Erstens könnte man daran denken, daß der Brechungsindex des Plasmas der wachsenden Spitze verschieden ist.

Er müßte dann in jenen, die wie in Luft reagiert haben, etwas höher sein als bei denen, die gerade geblieben sind.

Zweitens wäre es auch möglich, daß die „Unterschiedsempfindlichkeit" der Rhizoide verschieden groß ist.

Es kann nur zu einer Krümmung kommen, wenn die Beleuchtungsdifferenz zwischen Vorder- und Hinterflanke so groß ist, daß sie von dem Rhizoid wahrgenommen, d. h. mit verschieden starkem Wachstum beantwortet wird, also nur dann, wenn sie den Schwellenwert der Unterschiedsempfindlichkeit erreicht oder übersteigt. Wenn nun aber der Schwellenwert in den einzelnen Fällen verschieden groß ist, könnten trotz gleicher optischer Verhältnisse verschiedene Reaktionen erfolgen.

Drittens könnte es sein, daß das Licht in den gerade gebliebenen Haaren stärker absorbiert wird als in den gekrümmten.

Wenn nämlich die Absorption etwas stärker ist, könnte bei gleichem Brechungsindex und gleicher Empfindlichkeit die Beleuchtungsdifferenz zwischen Vorder- und Hinterflanke kleiner werden als der Schwellenwert der Empfindlichkeit. Diese Möglichkeit scheint von vornherein nicht gerade wahrscheinlich zu sein; denn im Gegensatz zu den Spitzen von Phycomyces und namentlich von Pilobolus (vgl. BULLER (1934), BÜNNING (1937)) zeichnen sich die Rhizoide stets gerade durch eine ungemeine Durchsichtigkeit aus.

Als vierter Faktor, der für das verschiedene Verhalten in Frage kommen könnte, wäre auch an die Form der Rhizoidspitzen zu denken.

An dieser Stelle ist es ganz besonders wichtig, darauf hinzuweisen, daß wir es hier nicht mit Zylinderlinsen zu tun haben. Die Rhizoidspitze ist kalbkuglig bis paraboloidisch. Wie HABERLANDT (1889) nachgewiesen hat, verlängert sich nur der abgerundete Endteil der Haare. Es könnte nun auch eine Variation in der Spitzenform Unterschiede in der Beleuchtungsdifferenz zwischen Vorder- und Hinterflanke bedingen.

Ob eine von diesen Möglichkeiten zutrifft, wollen wir hier noch nicht näher untersuchen. Alle diese Betrachtungen und Möglichkeiten stehen und fallen mit der Gültigkeit zweier, bis jetzt stillschweigend angenommener Voraussetzungen:

I. Daß es wesentlich für die Krümmung nur auf die Lichtverhältnisse in der plasmaerfüllten Spitze und nicht in den dahinter befindlichen zylindrischen Zonen ankommt. Kap. 19 wird Klarheit über die Lage der reizempfindlichen Zone bringen.

II. Daß eine negative Lichtwachstumsreaktion bei den Rhizoiden vorliegt.

Diese zweite Voraussetzung, an die alle bisherigen Betrachtungen unlöslich geknüpft sind, war zunächst zu prüfen.

F. Lichtwachstumsreaktionen.

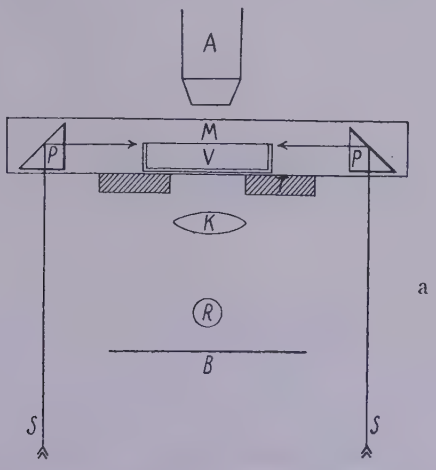
Kap. 12. Versuchsanordnung.

Schon einige Beobachtungen während früherer Experimente (Kap. 4) hatten die Vermutung nahegelegt, daß das Licht hemmend in das Wachstum der Rhizoide eingreife. Diese Annahme sollte nun an Hand von Wachstumsmessungen einer genauen Prüfung unterzogen werden.

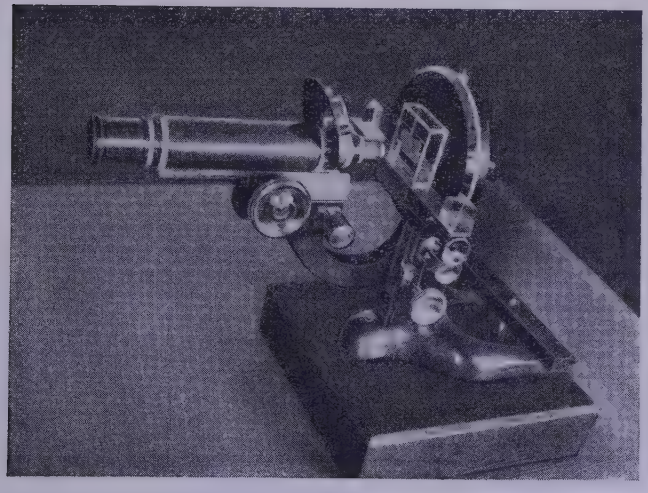
Die Untersuchungen wurden im Winter 1936/37 durchgeführt, also zu einer Zeit, als die Rhizoide auch noch in Wasser einseitig einfallendes Licht mit deutlichen Reaktionen beantworteten. Sollten die Wachstumsmessungen ungestört verlaufen, so durften diese Krümmungen nicht auftreten. Daraus ergab sich die Notwendigkeit einer zweiseitigen, gleich starken Belichtung des untersuchten Rhizoids. Am besten erschien diese Bedingung durch die Verwendung einer einzigen Lichtquelle gesichert. Ich benutzte eine Punktlichtlampe (ohne Kondensorlinse) (Osram ca. 2 A 55 V = Type 2 G), deren Helligkeit ich mit 143 visuellen Hk ermittelt hatte. Sie war 1 m von der Versuchsküvette entfernt.

Die Rhizoide wurden mit einem waagerecht gelegten Mikroskop beobachtet, auf dem ein aufsetzbarer Objektführer (Kreuztisch 132 von Seibert Wetzlar) angebracht war. Die Klammern zum Halten des Präparates wurden entfernt und durch eine 15 cm lange und 1 cm breite Metallplatte (M) ersetzt, die als Unterlage für die Küvette (V) und zwei total reflektierende Prismen (P) diente. Letztere reflektierten die Strahlen der Punktlichtlampe senkrecht gegen die Schmalseiten der Küvette. Die Prismen mußten genau gleich weit von der optischen Achse entfernt sein. Nur dann wurden antagonistische Flanken des Haares gleich stark beleuchtet, so daß Krümmungen nicht auftreten konnten. Eine geeignete Blende (B)

verhinderte, daß das Licht der Punktlichtlampe in den Kondensor (K) gelangte. (Vgl. Abb. 15.) Während des Versuches brannte ununterbrochen eine Rotlichtlampe in einer Höhe von 15 cm über der Küvette; denn nach Kap. 3c ist rotes Oberlicht für ein ungestörtes Rhizoidwachstum förderlich. Eine zweite Rotlampe (R)



a



b

Abb. 15.

a Schematischer Grundriß der Versuchsanordnung für Lichtwachstumsmessungen:
A Ablesemikroskop, T Mikroskoptisch, K Kondensor, R Rotlichtlampe zum Ablesen, M Metallplatte zum Aufsetzen der Prismen P und der Versuchsküvette V, B Blende. Die Punktlichtlampe wurde hier fortgelassen; es sind nur die von ihr ausgehenden, fast parallelen Strahlen S eingezeichnet.
b Das benutzte Ablesemikroskop mit Versuchsküvette und Glasprismen.

zwischen Küvette und Blende diente zum Ablesen. Durch weitere Blenden, die im einzelnen in der Abb. 15 nicht wiedergegeben sind, wurde alles Nebenlicht ausgeschaltet.

Die zarten, sich durch Spitzenwachstum (HABERLANDT 1889) verlängernden Haare haben eine für Wachstumsmessungen ungünstige Eigenschaft: Sie verlängern sich im Gegensatz zu Pilobolus und Phycomyces sehr langsam. Um also überhaupt Messungen mit genügender Genauigkeit durchführen zu können, mußten die Wachstumsvorgänge mit starken und stärksten Vergrößerungen beobachtet werden. Ich benutzte ein Mikrometerokular von Zeiß K 20× und die Objektive Seibert 5½ (1 Mikrometer-Einheit = 1 E = 0,0018 mm), Seibert 45 L (1 E = 0,0026 mm), Leitz 5 (1 E = 0,0034 mm).

Diese Objektive haben zum Teil einen sehr geringen freien Objektabstand. Es ergab sich daher die unerläßliche Forderung, die Rhizoide so heranzuziehen, daß sie einer Beobachtung mit diesen Vergrößerungen zugängig waren. Es durfte die der Linse zugekehrte Küvettenwand nicht dicker als ein Deckglas sein, und die Rhizoide mußten unmittelbar hinter diesem Deckglas wachsen. Die Untersuchungen wurden daher in Wasser durchgeführt; denn die Beobachtung in Luft gezogener, dicht hinter einer Glaswand wachsender Haare wird durch ein ständiges Beschlagen der Wände unmöglich gemacht.

Nach einigen Vorversuchen kam ich zu der im folgenden beschriebenen Methode, die sich überaus gut bewährt hat.

Anpflanzungsmethode.

Für diese Versuche benutzte ich flache Küvetten mit quadratischer Grundfläche und einer Seitenlänge von 3,9 cm. Ihre Höhe betrug 1,3 cm. Sie wurden hochkant aufgestellt und die fehlende Vorderwand mit einem Deckglas (Größe 3,9×2,8 cm, Dicke 0,09 mm) verschlossen, auf dem vorher in geeigneter Weise die Brutkörper ausgepflanzt waren (vgl. Abb. 16). Ein Stück Glasbatist von der aus der Zeichnung ersichtlichen Form B wurde längs der Linien a und b scharfkantig umgeknickt. Darauf befestigte ich es mit Paraffin-Vaseline an dem Deckglas so, daß Fläche 1 der Glaswand anlag und Fläche 2 mit Fläche 1 einen Winkel von etwa 80° bildete. Diese Stellung sicherten die Gewebestücke 3, deren Enden in entsprechender Höhe mit Paraffin-Vaseline am Deckglas befestigt wurden. In unmittelbarer Nähe

der Linie a erfolgte die Aussaat der Brutknospen. Ein Streifen feuchten Fließpapiers überdeckte sie. Das derart behandelte Deckglas klebte ich mit Paraffin-Vaseline vor die offene Küvettenseite. Dabei blieb oben eine Öffnung frei. Durch diese erfolgte, nachdem die Küvette hochkant aufgestellt war, die Einfüllung des Wassers bis zur Höhe der Glasbatistwand 2. Das Fließpapier verhinderte, daß das aufsteigende Wasser die Brutknospen von ihren Aussaatplätzen fortspülte. Die Rhizoide mußten nun in dem Anzuchtsraum unter dem richtenden Einfluß des Oberlichtes in geringsten Entfernungen von der Deckglaswand senkrecht nach unten wachsen. So vorschriftsmäßig ausgesät, waren sie selbst der stärksten benutzten Vergrößerung, Seibert 5½, freier Objektabstand 0,26 mm, meistenteils zugängig.

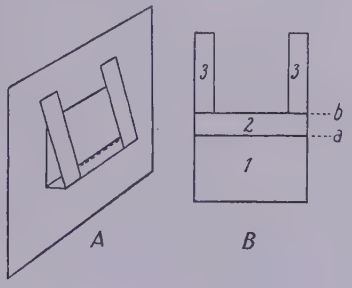


Abb. 16.

Skizze zur Anpflanzungsmethode der Brutkörper für Lichtwachstumsmessungen. A Deckglas mit dem darauf befestigten Stück Glasbatist von der Form B. Näheres im Text.

Auf diese Weise ließen sich nach dem Verlauf von ¼ h einigermaßen gut erkennbare Zuwachsstücke an den Versuchsobjekten feststellen. Ich arbeitete vorzugsweise mit jungen Rhizoiden, da die Erfahrungen in Kap. 11 gezeigt hatten, daß sie hierfür die geeigneteren waren. Bedenken dagegen bestanden, wie ich schon dort erwähnt hatte, nicht, da die jungen und jüngsten Rhizoide sich nicht nur in Luft und Paraffin, sondern auch in Wasser als ausgezeichnet reaktionsfähig erwiesen.

Kap. 13. Normaler Verlauf des Wachstums.

Um etwas darüber aussagen zu können, ob die Rhizoide eine Lichtwachstumsreaktion zeigen, mußte zunächst der Verlauf des normalen, ungestörten Wachstums untersucht werden. Ich führte diese Messungen bei rotem Oberlicht und roter Ablesebeleuchtung (vgl.

Kap. 3c u. 12) durch. Die Beobachtung erfolgte mit dem Objektiv Leitz 5 und dem Mikrometerokular K 20× (1 Einheit im Mikrometerokular = 1 E = 3,4 μ) immer nach einer Viertelstunde. Abgelesen wurde der Zuwachs in dieser Zeit.

Die Rhizoide von Lunularia erscheinen, wie ich in Kap. 4 schon erwähnte, meist früher als die von Marchantia und verlängern sich dann verhältnismäßig rasch. Nach 2—3 Tagen haben sie gewöhnlich ihre maximale Länge erreicht. Mein Ziel war es, zunächst das ungestörte Wachstum eines solchen Haares in einem etwas länger ausgedehnten Versuche zu verfolgen. Ein günstiger Zufall ließ mich ein Rhizoid heraussuchen, das während einer Zeit von 17 Stunden ungestört wuchs. Unter weißem Licht herangezogen, wurde es in der Dunkelkammer unter rotem Oberlicht aufgestellt (t = 21,3—21,5°), und nach 1½ Stunden begann die Ab-

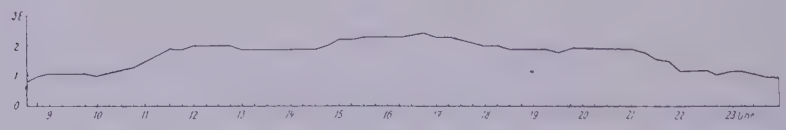


Abb. 17.

Normaler Wachstumsverlauf eines jungen Lunularia-Rhizoids während 17 Stunden bei rotem Oberlicht u. roter Ablesebeleuchtung. Ordinaten: Zuwachs je Viertelstunde.

lesung. Zu Beginn des Versuches ragte das Haar 69 μ über den Glasbatist heraus. Seine Gesamtlänge ließ sich nur schätzen und dürfte ½ mm betragen haben. Ich kann von der Wiedergabe langer Zahlenreihen absehen, da Abb. 17 den Wachstumsverlauf unmittelbar erkennen läßt: Eine ansteigende Kurve, die, nachdem sie sich eine Zeit auf maximaler Höhe gehalten hat, wieder abfällt. Um 24 h wurden die Messungen abgebrochen. Eine Beobachtung um 9 h des nächsten Tages zeigte, daß sich das Rhizoid auch jetzt noch langsam verlängerte. Der Abstieg der Wachstumskurve scheint danach bedeutend sanfter zu verlaufen als der Anstieg.

Für Marchantia durchgeführte Messungen ergaben ein entsprechendes Bild.

War die Vermutung richtig, daß durch Lichtzufuhr das Wachstum verzögert wird, so erwies es sich auch aus diesem Grunde als günstiger, für Lichtwachstumsmessungen junge Rhizoide zu wählen, die sich ja auch wegen ihres glatteren Wachstums empfahlen. Sie hätten, wären sie ungestört weiter gewachsen, von Viertelstunde zu Viertelstunde ein beständig ansteigendes Wachs-

tum gezeigt. Eine Verminderung der Zuwachsgeschwindigkeiten durch das Einsetzen weißer Beleuchtung wäre also doppelt zu werten.

Kap. 14. Lichtwachstumsreaktion dunkeladaptierter Rhizoide.

Die unter Weißlicht ausgetriebenen Rhizoide wurden unter rotem Oberlicht weitergezogen. Dann setzte die Messung ein. Es wurde hier wie im vorhergehenden Kapitel immer der Zuwachs nach 1/4 Stunde festgestellt. Erwiesen sich die abgelesenen Werte durch mehrere Messungen als verhältnismäßig konstant oder sanft

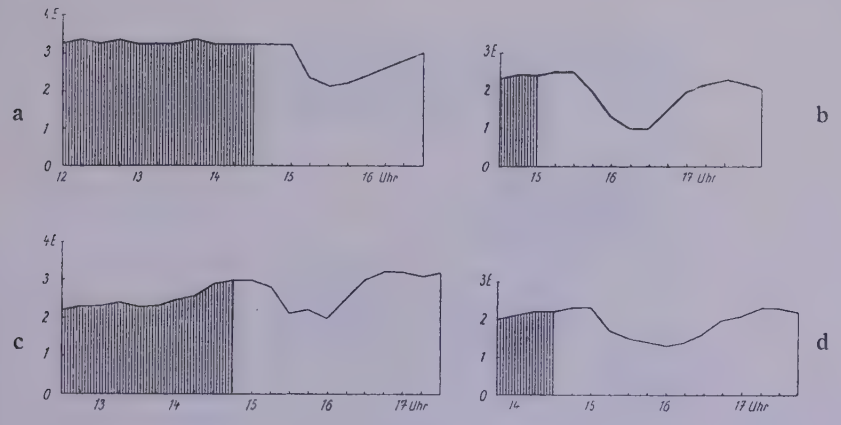


Abb. 18.

Lichtwachstumsreaktionen von Lunularia-Rhizoiden bei langfristiger Belichtung. Erst Rotlicht (schraffiert), dann Weißlicht. Ordinaten: Zuwachs je Viertelstunde. In a und c ist 1 E = 1,8 μ; in b und d ist 1 E = 3,4 μ.

ansteigend, so wurde das weiße, antagonistisch auf das Rhizoid treffende Licht (vgl. Kap. 12) eingeschaltet.

Die Abb. 18 a—d gibt einen geringen Teil der Beobachtungen an Lunularia-Rhizoiden wieder. Trotz der großen individuellen Schwankungen stimmen die aufgenommenen Wachstumskurven im Grundsätzlichen völlig überein. Nach dem Einsetzen der Beleuchtung bleibt das Wachstum 30 bis 45 Minuten unverändert, d. h. zwei oder drei Ablesungen bewegen sich innerhalb des Schwankungsbereiches der vorherigen Messungen. Dann erst tritt die Reaktion auf: Die Zuwachsstücke werden kürzer und kürzer bis zur Erreichung eines schließlichen Minimums. Dann steigt die Wachstumsgeschwindigkeit wieder an und erreicht meist ihren Ausgangs-

wert. Manchmal wird dieser auch noch überschritten. Einige Kurven lassen andeutungsweise erkennen, daß darauf die Wachstumsgeschwindigkeit von neuem eine Hemmung erfährt: Abb. 18 b, c u. d. Meist brach ich aber die Versuche nach dem Wiederanstieg der Wachstumskurve ab.

Die Zeichnungen 19 a—c zeigen einige für Marchantia durchgeführte Messungen. Der Verlauf ist auch hier grundsätzlich gleich und zeigt klar und deutlich den das Wachstum hemmenden Einfluß der Beleuchtung. Die Zuwachswerte steigen bei diesem Material gleichfalls nach einiger Zeit von neuem an. In den Abb. 19 a—b

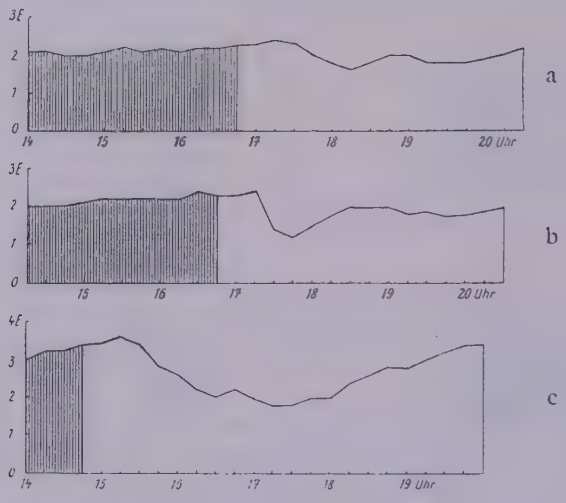


Abb. 19.

Lichtwachstumsreaktionen von Marchantia-Rhizoiden bei langfristiger Belichtung. In a und b ist 1 E = 3,4 μ, in c ist 1 E = 1,8 μ. Alles übrige wie in Abb. 18.

sinken sie darauf ein zweites Mal erkennbar ab, um nach einiger Zeit wieder anzusteigen. Die Wachstumskurve nimmt auf diese Weise einen wellenförmigen Verlauf an. Angedeutet ist diese Beobachtung auch für Lunularia in Abb. 18 c zu erkennen.

Die bisherigen Versuche unterscheiden sich in einem Punkte wesentlich von den ursprünglichen Phycomyces-Versuchen BLAAUWs: Er belichtete kurzfristig, ich verwendete Dauerlicht.

Ich führte nunmehr zur Orientierung ebenfalls einige Experimente mit kürzerer Belichtungszeit durch. Die Kurven, Abb. 20 a und b zeigen, daß man den Reiz durchaus nicht so lange einwirken

zu lassen braucht, bis eine Reaktion sichtbar wird. Auch bei erheblich kürzeren Belichtungszeiten erfolgt ein deutliches Sinken der Wachstumsgeschwindigkeit.

In der Tabelle 1 sind einige weitere, für das Verständnis und die Auswertung der Kurven notwendige Angaben übersichtlich zusammengestellt. Der Zuwachs vor der Beleuchtung ist bei den einzelnen Individuen sehr verschieden. Zum Vergleich der wiedergegebenen Versuche möchte ich daher in Anlehnung an WIECHULLA (1932, S. 390) für jede Wachstumskurve den Prozentwert der größten Wachstumsabnahme, bezogen auf den normalen Zuwachswert, angeben. Diese Relativwerte lassen dann die Wachstumsschwankungen unmittelbar und zugleich in Prozenten des Ausgangswertes vor der

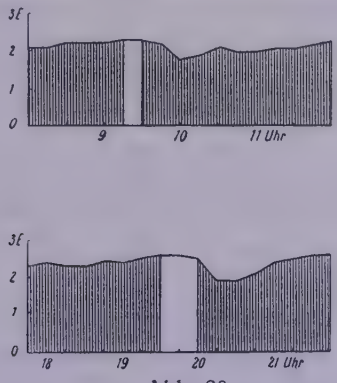


Abb. 20.
Lichtwachstumsreaktion von Lunularia-Rhizoiden bei kurzfristiger Belichtung. Ordinate wie in Abb. 17. 1 E = 2,6 μ. Näheres in Tabelle I und im Text.

Lichtreizung erkennen. Ferner ist ähnlich wie bei WIECHULLA (1932, 391) der „Wachstumsverlust" in Wachstumsminuten berechnet. Ein Beispiel (Abb. 18 b): Um 15 h und um 17 h 15' betrug der Zuwachs des Rhizoids je Viertelstunde 2,3 Einheiten. Wir können annehmen, daß es sich bei ungestörtem Wachstum in der Zwischenzeit um 9× 2,3 E = 20,7 E verlängert hätte. Infolge des hemmenden Einflusses der Beleuchtung durchwuchs es aber in Wirklichkeit in diesem Zeitintervall nur 15,3 E. Der Wachstumsverlust betrug also 5,4 E; das sind, auf den normalen Zuwachswert umgerechnet, 35,2 Wachstumsminuten (W-M).

Man darf sich über die Schwankungen der einzelnen Werte nicht wundern. Hat doch schon BLAAUW trotz seines viel günstigeren Objektes und trotz der viel größeren Zahl seiner Versuche für alle diese Werte die gleichen Erfahrungen machen müssen.

Tabelle I.

Abb.	Protok. Nr.	Vor der Belichtung beobachtet	Anfangslänge des Rhizoids*)	Zuwachswert vor der Belichtung	Beginn der Reaktion	Minimum des Zuwachses erreicht	Geringster Zuwachswert	Relativwert der Wachstumsabnahme	Ausgangswert wieder erreicht	Wachstumsverlust
18a	360	2¾ Stunden	105,6 μ	in 15 Min. 5,6 μ	nach 30 Min.	nach 1 Stunde	in 15 Min. 3,7 μ	34,4 %	nach ca. 2½ Std.	23,4 W.M.
18b	364	¾ Stunden	463 μ	in 15 Min. 8,2 μ	nach 30 Min.	nach 1¼—1½ Std.	in 15 Min. 3,4 μ	58,4 %	nach 2½ Std.	40 W.M.
18c	358	2½ Stunden	105,6 μ	in 15 Min. 5,3 μ	nach 15—30 Min.	nach 1¼ Std.	in 15 Min. 3,5 μ	33,4 %	nach 2 Stunden	17 W.M.
18d	366	1 Stunde	229,8 μ	in 15 Min. 7,6 μ	nach 30 Min.	nach 1½ Std.	in 15 Min. 4,5 μ	41 %	nach 2¾ Std.	35 W.M.
19a	386	3 Stunden	226,4 μ	in 15 Min. 7,9 μ	nach 30—45 Min.	nach 1½ Std.	in 15 Min. 5,5 μ	30,5 %	nach ca. 2—2¼ Std.	14 W.M.
19b	387	2¾ Stunden	380,7 μ	in 15 Min. 7,9 μ	nach 30 Min.	nach 1 Stunde	in 15 Min. 4,1 μ	47,9 %	nach 1¾—2 Std.	23,5 W.M.
19c	384	1 Stunde	181,8 μ	in 15 Min. 5,8 μ	nach 30—45 Min.	nach 2½ Std.	in 15 Min. 3,1 μ	47,1 %	nach 5 Stunden	86 W.M.
20a	368	1½ Stunden	184 μ	in 15 Min. 6,1 μ	nach 30 Min.	nach ¾ Stunden	in 15 Min. 4,7 μ	21,8 %	nach 1¼ Stunde	8 W.M.
20b	367	2 Stunden	184 μ	in 15 Min. 6,8 μ	nach 30 Min.	nach ¾—1 Std.	in 15 Min. 4,9 μ	27 %	nach 2 Stunden	13 W.M.

*) Die Zahlen geben nicht die Gesamtlänge der Rhizoide wieder. Das Basalstück ist nicht sichtbar, gemessen werden kann nur die Länge der aus dem Glasbatist hervorragenden Spitze.

Kap. 15. Diskussion der Ergebnisse und Literaturangaben.

„Jeder, der sich mit diesen Untersuchungen beschäftigen wird, bemerkt bald, wie viele Versuche mißlingen, bevor man eine genügende Zahl brauchbarer gesammelt hat." Diese Erfahrung BLAAUWs (1914, S. 662) trifft in gesteigertem Maße für die Rhizoide zu. Infolge ihres im Vergleich zu Phycomyces ungeheuer langsamen Wachstums macht sich das doppelt unangenehm bemerkbar. Ich habe daher nur eine beschränkte Zahl von Messungen durchgeführt, von denen ich hier einige wiedergab.

Ich durfte von einer Verfeinerung und Ausdehnung der Experimente absehen, nicht nur, weil die Rhizoide für Wachstumsmessungen ein wenig günstiges Objekt sind, sondern vielmehr deshalb, weil es gar nicht im Sinne meiner Untersuchungen lag, den feineren Verlauf der Lichtwachstumsreaktion in seinen Einzelheiten zu studieren. In unserem Zusammenhang kam es ja lediglich darauf an, die Tatsache als solche zu konstatieren, daß bei den Rhizoiden im Gegensatz zu Phycomyces durch Belichtung eine Wachstumshemmung eintritt. Diese Feststellung geht sowohl für Lunularia als auch Marchantia überzeugend und eindeutig aus allen Versuchen hervor. Die völlig gesicherten Befunde seien noch einmal kurz zusammengefaßt: Nach einer gewissen Reaktionszeit (30 bis 45 Min.) vermindert sich die Wachstumsgeschwindigkeit. Der Wachstumsverlust in Wachstumsminuten ist bei Dauerbelichtung größer als bei kurzfristiger Lichtreizung. In beiden Fällen nimmt nach einiger Zeit das Wachstum der Rhizoide wieder zu, die Wachstumskurve steigt ± zum Ausgangswert an.

Mehr sei hier nicht gesagt, weil die Zahl der Versuche für eine quantitative Auswertung viel zu gering ist.

Hier möchte ich noch einer älteren Arbeit von STAMEROFF (1897) gedenken, auf die ich erst nach Abschluß meiner Versuche aufmerksam wurde. Er untersuchte den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum von Phycomyceten, Rhizoiden der Marchantia-Brutknospen und Pollenschläuchen. Werfen wir einen Blick auf seine Experimente mit Rhizoiden: Die Brutknospen wurden auf Wasser oder einer Nährlösung ausgesät und nach dem Austreiben der Rhizoide (nach 1—2 Tagen) in einen Gelatinetropfen auf einem Deckglas übertragen (S. 143). Die Deckgläser ruhten auf Farbschälchen und wurden direkt unter ein Mikroskop zur Beobachtung aufgestellt (S. 136). STAMEROFF benutzte zu allerfeinstem

Staub zerriebenen Quarzsand nach bekannten Methoden zur Markierung. Die Länge der Rhizoide wurde projiziert und ausgemessen oder der Zuwachs in einem Okularmikrometer festgestellt (S. 135). Als Lichtquelle diente eine elektrische Bogenlampe. „Die annähernd bestimmte Lichtintensität war 500 Stearinkerzen" (S. 136). Eine beständig von Wasser durchflossene Küvette absorbierte die Wärmestrahlen. „Wenn das Objekt aus der Wirkung des Lichtes isoliert sein sollte, war das Mikroskop mit einer eisernen Glocke bedeckt" (S. 136). STAMEROFF untersuchte die Wachstumsgeschwindigkeit der Rhizoide bei einem rhythmischen Wechsel von Licht und Dunkelheit. Länger als 50—60 Minuten konnten die Beleuchtungsperioden nicht dauern, da sonst Krümmungen der Haare auftraten (S. 144). Betrachten wir einen beliebig herausgegriffenen Versuch:

„Versuch XXVI. Cultur in 3proz. Lösung. Anfang des Versuchs um 12 U. Ende um 1 U. 20 Minuten. Messungen je nach 10 Minuten. Z. = Zuwachs in Mikrometerteilungen. T. = Temperatur. G. = Dunkel; Mikroskop unter der Glocke. L. = Licht elektrischer Lampe."

B.	G.	L.	G.	L.	G.	L.	G.	L.
Z.	6	4,5	6,25	4,5	6,25	4,5	6,25	4
T.	19,5° C	—	—	—	—	19,6° C	—	—

Wie meine Versuche gezeigt haben, setzt die Wachstumsreaktion eines plötzlich belichteten Rhizoids immer erst nach einer bestimmten Zeit (30—45 Minuten) ein und klingt selbst bei einer kurzfristigen Lichtreizung von 15 Minuten noch 1—1½ Stunden nach. Wenn also STAMEROFF in gleichmäßigem Wechsel in Abständen von 10, 20 oder 40 Minuten Licht und Dunkelheit aufeinanderfolgen ließ, so muß das zu einer kompliziert überlagerten und daher schwer zu übersehenden Reaktion der Rhizoide geführt haben. Es ist deshalb einigermaßen verwunderlich, wie automatisch exakt die Wachstumsgeschwindigkeit in den Versuchen von STAMEROFF bei einem Wechsel von Licht und Dunkelheit zu- bzw. abnimmt. Ich hatte bis jetzt noch keine Gelegenheit, diese Experimente in ihren Einzelheiten zu wiederholen und zu prüfen. Ich wollte hier nur auf sie hinweisen und auf die Tatsache aufmerksam machen, daß schon STAMEROFF (1897) zu folgendem Resultat kommt, das in dieser zusammenfassenden und von Einzelheiten absehenden Formulierung sich mit meinen Ergebnissen völlig deckt: „Die Rhizoiden der Brutknospen von Marchantia polymorpha wachsen im Licht langsamer als im Dunkel" (S. 149).

Kehren wir zurück zu den Lichtwachstumsreaktionen. Auf Grund der gefundenen Ergebnisse gewinnt die schon mehrmals angedeutete Erklärung der phototropischen Krümmung der Lebermoosrhizoide bedeutend an Wahrscheinlichkeit: Wächst das Rhizoid z. B. in Luft, so wird bei einseitiger Beleuchtung infolge der Lichtbrechung die Hinterflanke stärker beleuchtet als die vordere. Diese größere Helligkeit bedingt auf Grund der durchgeführten Experimente eine verminderte Wachstumsgeschwindigkeit auf dieser Seite. Die äußerlich wahrnehmbare Folge muß eine negative Krümmung des gereizten Organes sein. Das Entscheidende für die Krümmung ist also die Linsenwirkung und die negative Lichtwachstumsreaktion.

Im Zusammenhang mit dieser Erkenntnis möchte ich kurz auf eine Aussage von DU BUY und NUERNBERGK (1932, S. 393) zu sprechen kommen. Im Anschluß an eine Wiedergabe der Ergebnisse von WEINERT wird folgendes ausgesprochen: „Grundsatz I: Eine Wellenlänge, welche im Vergleich zur Dunkelheit das Wachstum eines gegebenen radiären Organs um einen bestimmten Minimalbetrag oder mehr fördert, bringt infolge der Lichtabsorption im Organ stets negativen Phototropismus zuwege. Das sehen wir jetzt an unseren Rhizoiden."

Nach den von mir besprochenen Versuchen erweisen sich die Rhizoide sowohl für den ersten als auch für den zweiten Teil der Aussage dieses Grundsatzes als unrichtig gewähltes Beispiel. Zweierlei wird behauptet:

1. Den Phototropismus der Haare lösen Wellenlängen aus, die im Vergleich zur Dunkelheit das Wachstum um einen bestimmten Minimalbetrag fördern. Das ist nach den Ergebnissen der Lichtwachstumsreaktionen nicht haltbar. Die phototropischen Erscheinungen werden verursacht durch Wellenlängen, die das Wachstum im Vergleich zur Dunkelheit hemmen. Diese Tatsache hätten DU BUY und NUERNBERGK auch bereits den Versuchen von STAMEROFF entnehmen können.

2. Die Beleuchtungsunterschiede auf antagonistischen Flanken werden durch die Absorptionsvorgänge in dem Haar hervorgerufen. Dadurch ist die dem Licht zugewandte Seite heller beleuchtet als die von der Lichtquelle abgekehrte. Hierfür die Rhizoide als Beispiel anzuführen, ist ebenfalls abwegig; denn wie man sich leicht überzeugen kann, ist die Absorption in den auffällig hyalinen

Haarspitzen ungewöhnlich gering. Sie kann unter keinen Umständen verhindern, daß die Hinterflanke — zum Beispiel des in Luft wachsenden Haares — infolge der Lichtbrechung stärker beleuchtet ist, als die vordere. Die Krümmung kommt durch die Wachstumshemmung auf der vom Licht abgewandten, heller beleuchteten Seite zustande. Die in Kap. 18 behandelten Versuche liefern den direkten Beweis für diese Aussage. Bei den Rhizoiden tritt also die (sicher vorhandene) Absorption neben dem so wichtigen Faktor der Lichtbrechung für diesen Zusammenhang völlig in den Hintergrund.

Kap. 16. Ergänzende Beobachtungen an Chara foetida.

Nachdem nun bei den Sporangienträgern der Mucorineen eine positive und bei den Rhizoiden der Lebermoose eine negative Lichtwachstumsreaktion bekannt ist, schien es nicht ohne Interesse einmal festzustellen, ob es nicht auch hyaline einzellige Organe gibt, die keinerlei Lichtwachstumsreaktionen erkennen lassen [21]). Bestimmte Erfahrungen BUDERs legten die Vermutung nahe, daß die Rhizoide von Chara solche Organe seien. Nach (unveröffentlichten) Versuchen von ihm bleiben die Characeen-Rhizoide bei einseitiger Beleuchtung nicht nur in Wasser, sondern auch in Paraffinum liquidum und in Luft gerade. Für das Zustandekommen einer phototropischen Krümmung einzelliger, hyaliner Organe ist, wie wir gesehen haben, zweierlei nötig: 1. Eine Linsenwirkung und 2. eine Lichtwachstumsreaktion. Ob eine solche hier vorliegt, sollten die nächsten Versuche entscheiden. Zunächst galt es, das Versuchsmaterial in geeigneter Weise zu kultivieren.

Man erhält die Rhizoide dieser Pflanze sehr leicht, wenn man einen Chara-Stengel in Stücke zerschneidet, die mindestens ein Internodium und 2 unversehrte Knoten enthalten, von denen man die Äste entfernen kann. Diese Stengelstücke wurden auf den Deckgläsern der Küvetten für Nahbeobachtungen in waagerechter Lage mit Paraffin-Vaseline befestigt. Nachdem die Kulturgefäße in der üblichen Art mit diesen Deckgläsern verschlossen waren (Kap. 12), wurden sie bis zur Höhe des Chara-Stengels mit Wasser gefüllt und in dem Anzuchtsraum aufgestellt. Die Haare hatten im Frühjahr

---

[21]) STAMEROFF weist darauf hin, daß die „vegetativen Mucorhyphen" (S. 141) und „die vegetativen Hyphen von Saprolegnia ebenso rasch im Lichte wie im Dunkel wachsen" (S. 143).

nach 8—10 und im Sommer schon nach 6—8 Tagen eine Länge von ungefähr 1 cm erreicht und erwiesen sich für diese Messungen als ein geradezu ideales Versuchsobjekt. Sie wuchsen infolge ihres starken Geotropismus ausgeprägt vertikal, gleichmäßig und glatt hinter der Deckglaswand entlang. Das Wachstum der Rhizoide untereinander ist sehr ähnlich, was man auch schon daraus ersehen kann, daß die einzelnen Haare eines Büschels annähernd gleich lang zu sein pflegen. Nach den so ungeheuer langsam wachsenden, launischen Lebermoosrhizoiden, die eine unendliche Geduld des Beobachters erfordern, war es geradezu ein Vergnügen, diese Messungen mit Chara-Haaren durchzuführen. Ihre Wachstumsgeschwindigkeit ist so groß, daß man die Messungen mit dem von BUDER erdachten und von WIECHULLA (1932, S. 385 ff.) benutzten Stoppuhrensatz durchführen konnte. Es wurde die Zeit festgestellt, die das Rhizoid braucht, um einen Teilstrich im Okular zu durchwachsen. (Größenordnung: 1—1½ Minuten.) Die Beobachtung geschah mit dem Mikrometerokular K 20× von Zeiß und dem Objektiv D* Wasserimmersion der gleichen Firma. (1 E. = 2,9 μ.)

Am Abend vor dem Versuchstage kamen die Küvetten unter rotes Oberlicht, das während der ganzen Dauer des Versuches eingeschaltet blieb. Bei den Versuchen selbst konnte ich auf die komplizierte Versuchsanordnung von Kap. 14 verzichten und mit einseitig einfallendem Weißlicht arbeiten, da ja hier keine phototropischen Krümmungen auftraten.

Nach einer längeren Beobachtungszeit mit roter Ablesebeleuchtung wurde diese durch weißes Licht ersetzt. (Osram-Projektionslampe 100 W 220 V, Entfernung Objekt—Lichtquelle: 50 cm.) Die nun abgelesenen Wachstumsgeschwindigkeiten unterscheiden sich nicht im geringsten von den bei Rotlicht festgestellten. Eine Lichtwachstumsreaktion war also nicht zu erkennen (Abb. 21 a u. b). Ich versuchte, wie TOLLENAAR (1923) das für Phycomyces durchgeführt hatte, nun auch das Umgekehrte: Auf eine längere Bestrahlung mit Weißlicht folgte eine solche mit Rotlicht. Aber auch „Dark Growth-responses" zeigten die aufgenommenen Wachstumskurven nicht. Einige Beobachtungen werden durch die Abb. 21 c u. d veranschaulicht. Bei der Betrachtung der Kurven ist zu beachten, daß diesmal — infolge des anderen Meßverfahrens — die Sekunden als Ordinaten, die durchwachsenen Mikrometer-Intervalle als Abszissen eingetragen wurden. Ich habe bei der Klarheit der Ergebnisse auf eine Umrechnung und Umzeichnung im Sinne der Kurven

von Lunularia und Marchantia verzichten zu dürfen geglaubt. Bei der Eindeutigkeit der Figuren erübrigt sich auch die Angabe großer Zahlenreihen. Ich will nur erwähnen, daß die Messungen innerhalb der Einzelversuche immer nur um wenige Sekunden schwanken,

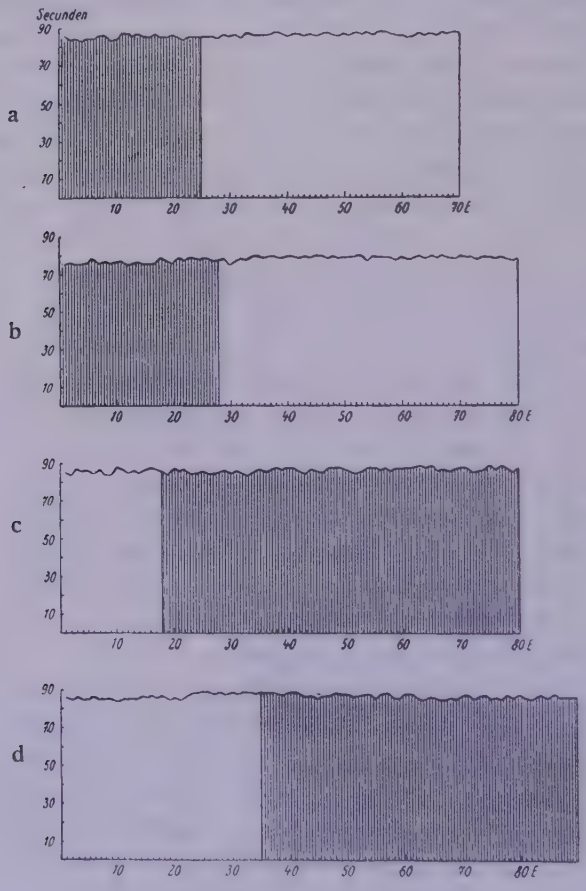


Abb. 21.

Wachstumsmessungen an den Rhizoiden von Chara foetida. Schraffiert Rotlicht, hell Weißlicht. Keine Wachstumsreaktion bei Lichtwechsel. Abszissen: Durchwachsene Mikrometer-Einheiten, 1 E = 2,9 μ; Ordinaten: Zeit in Sekunden, die das Rhizoid zum Durchwachsen von 1 E benötigt.

z. B. in Abb. 21 a um 4 Sekunden, das sind auf den Durchschnittswert umgerechnet $\pm$ 2,5 %.

Die phototropischen Krümmungen bleiben also bei den in Wasser befindlichen Rhizoiden von Chara nicht etwa deswegen aus, weil infolge allzu großer Ähnlichkeit der Brechungsindices von Kultur-

flüssigkeit und Zellinhalt eine ausreichende Linsenwirkung nicht zustande kommt, sondern der Organismus besitzt überhaupt nicht die Fähigkeit, verschiedene Helligkeiten mit verschieden raschem Wachstum zu beantworten (wenigstens nicht bei den gewählten Beleuchtungsstärken).

Wir haben in Phycomyces, den Lebermoosrhizoiden und den Haaren von Chara drei Musterbeispiele für die von BLAAUW aufgestellten Beziehungen zwischen Lichtwachstumsreaktionen und phototropischen Bewegungen vor uns:

Die Sporangienträger zeigen eine positive Lichtwachstumsreaktion. Sie weisen dementsprechend in einem Medium von geringem Brechungsindex (Luft) positive Krümmungen auf. Bei Kultur in einer Flüssigkeit von höherem Brechungsvermögen als dem ihres eigenen Plasmas (Paraffin) erfolgt bei einseitiger Beleuchtung eine negative Umkrümmung.

Bei den Lebermoosrhizoiden liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Ihr Wachstum wird durch phototropisch wirksames Licht gehemmt. Demzufolge krümmen sie sich in Luft negativ und in Paraffin positiv.

Die von mir untersuchten Chara-Rhizoide ließen keine Lichtwachstumsreaktionen erkennen. Sie dürfen also in keinem Medium, ganz gleich, wie groß sein Brechungsvermögen ist, bei einseitig einfallender Beleuchtung phototropische Krümmungen aufweisen, da, wie wir eben festgestellt haben, ihnen überhaupt die Fähigkeit abgeht, verschiedene Helligkeiten mit verschieden raschem Wachstum zu beantworten. Diese Feststellung wird durch die in Kap. 18 wiedergegebenen Versuche abermals bestätigt werden.

G. Versuche mit Partialbeleuchtung.

Kap. 17. Ausgangspunkt der Untersuchungen, Versuchsanordnung.

Die nun folgenden Untersuchungen mit Lebermoosrhizoiden knüpfen an einen von BUDER (1920, S. 14 ff.) mit Phycomyces durchgeführten Versuch an: Die in Wasser wachsenden Sporangienträger zeigen bei der üblichen Beleuchtung keine phototropischen Krümmungen. Das liegt nicht etwa daran, daß die phototropische Reaktionsfähigkeit des Materials in diesem Medium unterdrückt ist. Sorgt man nämlich durch eine nur halbseitige Bestrahlung dafür, daß auf antagonistischen Seiten ausreichende Beleuchtungsunterschiede bestehen, so kann man die schönsten phototropischen Krüm-

mungen erzielen, die senkrecht zur Lichtrichtung ausgeführt werden. Durch dieses Experiment wurde die Richtungshypothese eindrucksvoll und endgültig widerlegt. Seine Durchführung für die Lebermoosrhizoide gestaltete sich überaus erfreulich und lieferte die aufschlußreichsten Ergebnisse meiner Arbeit.

In Kap. 11 haben wir gesehen, daß die Marchantia-Haare im Sommer bei einseitiger Beleuchtung in Wasser alle gerade weiterwuchsen und daß sich auch bei Lunularia solche finden ließen, die das gleiche Verhalten zeigen. Dieses Material war das gegebene Objekt für die kommenden Versuche.

Die Rhizoide wurden in Küvetten für Nahbeobachtung (Kap. 12) herangezogen. Sie kamen auf den Kreuztisch eines horizontal gelegten Mikroskopes, dessen Kondensor durch ein Objektiv Leitz 2 ersetzt war. Dieses Objektiv bildete in der Ebene der Beobachtung einen in der Breite regulierbaren Spalt ab. Er konnte außerdem in der Ebene senkrecht zur optischen Achse mit Hilfe von Schrauben seitlich verschoben, gesenkt und gehoben, ferner auch gedreht werden. Dadurch war es leicht möglich, sein Bild auf eine beliebige Zone des beobachteten Rhizoids genau einzustellen. Als Lichtquelle diente eine Opallampe von 40 Watt. Die Helligkeit des Spaltbildes betrug bei der gewählten Stellung von Lampe, Spalt und Linse 600 visuelle MK. [22]). Das übrige Gesichtsfeld war dunkel, doch konnten, infolge der unvermeidlichen Spuren von Streulicht, die Konturen der Rhizoide gerade noch knapp erkannt werden. Um das Ablesen und Einstellen zu erleichtern, wurde vor dem Kondensor-Objektiv (also zwischen Objektiv und Spalt) ein Vertikal-Illuminator nach Beck angebracht. Durch diesen konnte — von einer Zusatzlampe aus — das ganze Gesichtsfeld mit phototropisch unwirksamem Licht (OG 2 Filter) erhellt werden. Lampe, Spalt und Mikroskop standen auf einer optischen Bank.

Für bestimmte Versuche ersetzte ich den Spalt durch einen Hüfnerschen Rhombus. Hier wird die Endkante im Gesichtsfeld abgebildet und trennt zwei homogen beleuchtete Felder, deren Helligkeit gegen einander durch Filter oder rotierende Sektoren verändert werden kann. Weitere Angaben über die benutzte Apparatur wird eine spätere Arbeit von BUDER bringen.

Die geschilderte Versuchsanordnung bot die Gelegenheit, die Lichtverhältnisse auf antagonistischen Seiten der Haare in be-

---

[22]) Bestimmt nach der Methode von BUDER unter Zuhilfenahme eines kleinen Ritchie-Prismas.

liebiger Weise zu verändern und die daraufhin äußerlich wahrnehmbaren Reaktionen des Organes mit stärksten Vergrößerungen zu beobachten. (Okular: K 20×, Objektiv: D* Wasserimmersion. 1 Einheit im Mikrometerokular: 2,9 μ.)

Kap. 18. Halbseitenbeleuchtung des Rhizoids.

Zunächst wurde der hellerleuchtete Spalt auf dem Rhizoid so abgebildet, daß die eine Längshälfte des Haares sich im Dunklen und die andere im Hellen befand. Schon nach $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden trat eine klare, kräftige Reaktion auf: Die Spitze des Haares krümmte sich senkrecht zur Strahlenrichtung aus dem dunklen Feld nach dem beleuchteten hin. Die Ergebnisse der Lichtwachstumsreaktion ließen diesen Befund voraussehen: Die belichtete Seite wird im Wachstum gehemmt. Dadurch muß zwangsläufig ein Herauskrümmen aus diesem Gebiet erfolgen. — In dem gleichen Maße, wie die Krümmung fortschritt, wurde die scharfe Lichtschattengrenze so nachgedreht, daß sie beständig die plasmaerfüllte Spitze des Wurzelhaares halbierte.

BUDER (1920, S. 14) schreibt in seinen Mitteilungen über die mit Phycomyces durchgeführten Versuche: „Es dürfte, wenn die Träger ihr Wachstum lange genug beibehalten, nur eine Frage der Geduld sein, sie zu zwingen, einen vollen Kreis zu beschreiben."

Dieses Experiment ist überaus reizvoll. Ich habe es mit meinen Rhizoiden des öfteren angestellt. Die wiedergegebenen Zeichnungen zeigen, wie weit es gelang. Einige Beispiele: Abb. 22 A gibt ein Rhizoid von Lunularia wieder, das die Hell-Dunkel-Beleuchtung mit scharf ausgeprägten Umkrümmungen beantwortete. Zu Beginn des Versuches war die Spitze des Haares bei a. (Darunter ist sie stärker

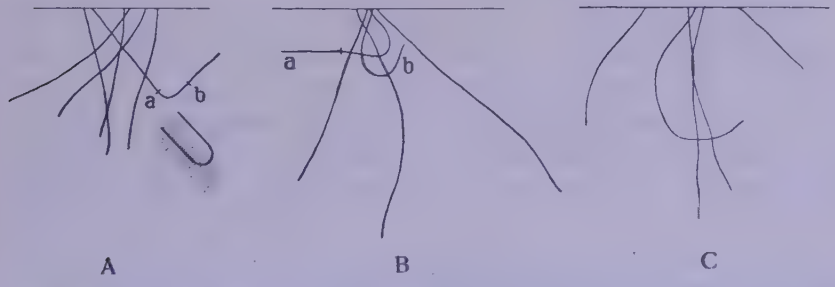


Abb. 22.

Krümmung der Rhizoide senkrecht zur Strahlenrichtung bei halbseitiger Belichtung mit Weißlicht. A und B Lunularia, C Marchantia. Die Teilfigur bei A zeigt die Halbseitenbelichtung. Näheres im Text.

vergrößert und zeigt die halbseitige Belichtung.) Dann erfolgte im Verlaufe von 6 Stunden die Umkrümmung. Nachdem der Versuch bei b abgebrochen war, wuchs das Haar im Dunklen um das aus der Zeichnung ersichtliche Stück in der zuletzt erreichten Richtung [23]) weiter.

Abb. 22 B zeigt zwei bemerkenswerte weitere Fälle. Die Spitze des Haares a wurde $11^1/_4$ Stunden halbiert beleuchtet. Deutlich fortschreitende Umkrümmungen, die viel Aufmerksamkeit beim sorgfältigen Nachstellen der Licht-Schattengrenze erforderten, traten auf. Die Markierung zeigt an, wo sich die Spitze des Haares nach $11^1/_4$ Stunden befand. Der übrige Zuwachs erfolgte im Dunklen. — Das Rhizoid b wurde am folgenden Tage beobachtet. Die Krümmung verlief genau so klar und eindeutig wie die vorige. Hier gelang es im Verlauf von 11 Stunden, eine schon kreisähnliche Wuchsform zu erzwingen. — Ähnliche Versuche habe ich in großer Zahl durchgeführt.

Marchantia zeigte unter den gleichen Versuchsbedingungen trotz langer Beobachtungszeiten (bis 11 Stunden) nur sehr sanfte, allmähliche Umkrümmungen. Von der Annahme ausgehend, daß es mit einer höheren Lichtintensität möglich sei, die Reaktion zu verstärken, ersetzte ich die Opallampe durch eine 250-W-Projektionslampe. (Entfernung: Objekt—Lampe = 55 cm; die Entfernung Kreuztisch—Spalt betrug in allen Fällen 21 cm [24]). Abb. 22 C gibt die Beobachtung wieder. Die nach 15 Stunden erhaltenen Reaktionen sind wesentlich stärker und daher eindrucksvoller. Die in jeder Zeichnung wiedergegebenen Rhizoide der Umgebung, die im Dunklen wuchsen, haben sich größtenteils gerade, nur hin und wieder sanft geschlängelt, in den ursprünglich eingeschlagenen Richtungen weiter verlängert.

Kleine Veränderungen der Versuchstechnik führten zu folgenden Feststellungen: Gleich intensive Krümmungen konnte man erhalten, wenn man das Haar zur Hälfte mit den durch ein BG 12-Filter hindurchgegangenen Strahlen beleuchtete, während der übrige Teil sich im Dunklen befand. Ja, es genügte sogar ein schmäleres Stück als die Hälfte der Reizwirkung des BG 12-Lichtes

---

[23]) Die verschwindend geringe geotropische Reizbarkeit der Haare tritt auch hier deutlich zu Tage. (Vgl. Kap. 16.) Entsprechendes zeigten zahlreiche andere Versuche mit Lunularia- und Marchantia-Rhizoiden.

[24]) Leider habe ich es versäumt, die genaue Feldhelligkeit festzustellen in der Art, wie es für die 40-W-Opallampe durchgeführt wurde (Kap. 17).

auszusetzen. Abb. 23 a veranschaulicht das Ergebnis eines solchen Versuches für Lunularia-Haare: Der Spalt wurde so auf das Rhizoid projiziert, daß nur $^1/_5$ der Breite des Haares dem Einfluß des BG 12-Lichtes ausgesetzt war. Das ständige Nachstellen der Blau-Dunkel-Grenze führte nach 10 Stunden zu der aus der Zeichnung ersichtlichen Umkrümmung. Auch mit Weißlicht durchgeführte Versuche bestätigen das Ergebnis, daß bereits die Belichtung eines schmalen Randsaumes der Rhizoide genügt, um Krümmungen zu verursachen, die durchaus den durch halbierte Hell-Dunkel-Beleuchtung hervorgerufenen entsprechen.

Die Abb. 23 b schließlich zeigt noch zwei Krümmungen, die durch Halbseitenbeleuchtung mit Weißlicht und dem phototropisch unwirksamen Licht des OG 1-Filters erhalten wurden. Dieses Ergebnis war nach den Versuchen in Kap. 8 vorauszusagen, sollte aber hierdurch noch einmal bestätigt werden.

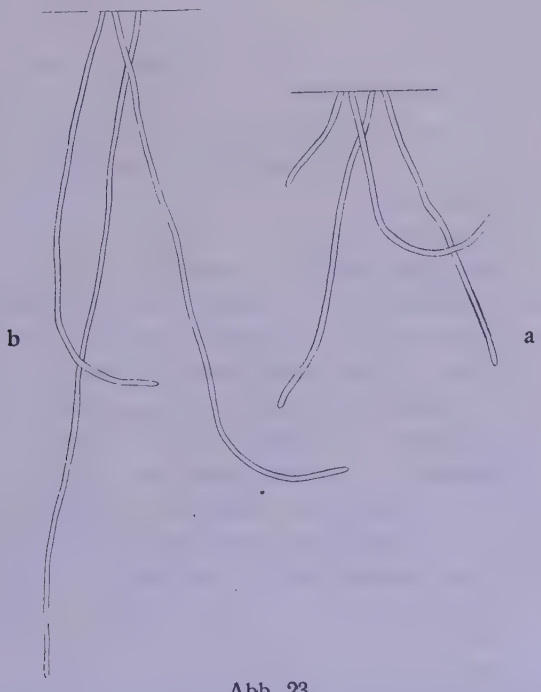


Abb. 23.

Krümmungen von Lunularia-Rhizoiden senkrecht zur Richtung der Strahlen.
a $^1/_5$ der Breite des Haares wurde mit den von einem BG 12-Filter durchgelassenen Strahlen belichtet.
b Halbseitig beleuchtet: Rechts Weißlicht, links OG 1-Licht. Vergr. etwa 30.

Der so überaus einheitliche und klare Verlauf der Reaktionen ließ den Gedanken auftauchen, die einzelnen Stadien der Krümmung in einer Serie von Photographien festzuhalten. Die einzige Kunst dieses Experimentes bestand, wie schon einmal erwähnt, darin, solche Rhizoide für die Beobachtung auszuwählen, von denen während der folgenden 11—12 Stunden ein ungestörtes und glattes Wachstum zu erwarten war. Die Grenze zwischen „Hell" und „Dunkel" wurde hier wie bei dem zuletzt besprochenen Versuche durch Abbildung der Kante eines Hüfner-Rhombus erzielt. Als Lichtquelle benutzte ich eine 100-W-Projektionslampe. (Entfernung Objekt — vordere Kante des Rhombus: 19 cm, Objekt—Lampe: 50 cm, t am Versuchsort: 21,2°.) Das Rhizoid wurde wie in dem letzten Versuch halbseitig mit Weißlicht und OG 1-Licht beleuchtet. Rotempfindliche Platten ermöglichten es, die Umrisse des Haares auch in dem phototropisch unwirksamen Gebiet zu photographieren. Das übliche Okular wurde ersetzt durch das photographische Okular „Phoku" von Zeiß. Die Beobachtung erfolgte mit einem Leitz-Objektiv Nr. 4. (Belichtungszeit für alle Aufnahmen 1'2".) Die Abb. 24 und 25 befinden sich auf Taf. VII!

Die erste Aufnahme wurde um 15 Uhr gemacht (Abb. 24 a) und zeigt die Halbseitenbeleuchtung des Haares zu Beginn des Versuches. Die Spitze des daneben befindlichen Rhizoids wuchs in unwirksamen OG 1-Licht.

Der Gang des Photographierens spielte sich nun so ab, daß nach einer Stunde das Haar — ohne die Stellung der Licht-Schattengrenze zu ändern — nochmals aufgenommen wurde. So war um 16 Uhr (Abb. 24 b) die Spitze deutlich aus der Dunkelhälfte in das mit Weißlicht erfüllte Gesichtsfeld herüber gekrümmt. Jetzt wurde die Würfelkante nachgedreht, bis sie wieder die Spitze des Rhizoids genau halbierte, und dieser Zustand sofort aufgenommen: Abb. 24 c. Verfolgen wir nun den Gang der Bewegung: Bis 17 Uhr hatte sich die zuerst erfolgte Krümmung noch etwas verstärkt (Abb. 24 d). (Neueinstellung der Halbseitenbeleuchtung um 17 Uhr: Abb. 24 e) [25]). Es erfolgte darauf eine leichte, aber doch wahrnehmbare Gegenbewegung, ein Weiterwachsen in dieser Richtung, und schließlich läßt die Beobachtung um 18 Uhr die ersten Anfänge einer zweiten Umkrümmung der Rhizoidspitze erkennen: Abb. 24 f. (Die Licht-Schatten-Grenze ist hier und in allen folgenden Bildern

---

[25]) Von jetzt ab sind aus Raumgründen nicht mehr alle Aufnahmen wiedergegeben.

mit Ausnahme von Abb. 24 l immer schon nachgedreht!) Das Rhizoid verlängert sich nun weiter in der neu eingeschlagenen Richtung. Dadurch tritt die erfolgte zweite Umkrümmung klarer in Erscheinung: Abb. 24 g (19 Uhr). Man erkennt jedoch, daß sie deutlich schwächer als die erste ist. Es spielte sich nun der gleiche Vorgang ab wie nach dem ersten Umbiegen, nur erwiesen sich die Reaktionen alle als etwas gedämpfter: Ein leichter Ausschlag der Krümmung nach der ursprünglichen Lage zurück, ein ungestörtes Weiterwachsen in dieser Richtung (Abb. 24 h) und schließlich (Abb. 24 i), 21 Uhr, eine neue Änderung der Wachstumsrichtung. Die Reaktionen werden nun immer abgeschwächter und ausklingender. Ein Vergleich der Wachstumsrichtungen und der einzelnen Kniebildungen läßt unmittelbar die Zuwachsstücke in den Zwischenzeiten erkennen (Abb. 24 k, 22 Uhr und 24 l, 24 Uhr). Um 1 Uhr hat sich das Haar nochmals aus dem Schatten herausgekrümmt und wird abermals halbiert beleuchtet eingestellt (Abb. 24 m). Um 2 Uhr photographierte ich mit schwacher Vergrößerung das Gesamtergebnis (Abb. 25). Die Spitze des Rhizoids ist jetzt waagerecht ausgerichtet. Das daneben befindliche Haar, dessen wachsende Spitze während der ganzen Versuchsdauer von phototropisch unwirksamem Gelblicht getroffen wurde, verlängerte sich, von unbedeutenden Nutationen abgesehen, in der ursprünglich eingeschlagenen Richtung gerade weiter. Dieser Umstand gibt dem Versuch ein doppeltes Gewicht.

Die Beobachtung der einzelnen Phasen der schließlich erzielten phototropischen Endreaktion zeigt also folgenden, aufschlußreichen Befund: Die Umkrümmung des Haares wird nicht kontinuierlich, in gleichmäßigem Zuge, sondern durch wiederholte, immer abgeschwächtere Kniebildungen erreicht [26]). Das gilt nicht nur für die Versuche mit Halbseitenbeleuchtung, sondern läßt sich genau so ausgeprägt bei den Haaren beobachten, die in der üblichen Weise von einer Seite beleuchtet werden. Bei den in Wasser wachsenden Rhizoiden (benutzt wurde solches Material von Lunularia, das sich in Wasser gut krümmte) lassen sich in den

---

26) Man könnte hier einwenden, daß der Spalt immer erst nach 1 h nachgedreht wurde und die Kniebildungen vielleicht nur dadurch hervorgerufen sind, daß das Rhizoid sich aus der beschatteten Seite herauskrümmte, und somit beide Seiten ins Helle gerieten. Dieser Einwand fällt durch die Feststellung, daß auch bei ständigem, kontinuierlichem Nachdrehen der Licht-Schattengrenze die gleichen Erscheinungen zu beobachten sind.

Küvetten für Nahbeobachtung die einzelnen Phasen der Reaktion mit starken Vergrößerungen direkt verfolgen. Man erhält ein grundsätzlich ähnliches Bild, wie wir es in Abb. 24 kennen lernten. Betrachtet man die in der gewöhnlichen Weise in Luft kultivierten seitlich beleuchteten Rhizoide (Abb. 3) nach dem Versuch in einem Tropfen Wasser auf dem Objektträger bei genügend starker Vergrößerung, so stellt man auch hier die gleiche Tatsache fest: Die ausgeprägten Umkrümmungen werden durch immer abgeschwächter auftretende Kniebildungen erreicht. Wenn viele der Abbildungen den Eindruck einer kontinuierlichen Krümmung machen, so liegt dies lediglich an der geringen Vergrößerung, bei der die Reaktion gezeichnet wurde. Bei stärkeren Vergrößerungen wird man aber immer erkennen können, daß die Krümmung auf einem Polygonzug erfolgte.

Bei dem Geotropismus ist diese Erscheinung, daß die Rhizoide die Reizwirkung durch wiederholte Kniebildung beantworten, mehrfach beschrieben worden: „Ein merkwürdiges Verhalten der Rhizoiden, welches ich wiederholt beobachtet habe, besteht darin, daß das nach der geotropischen Krümmung schräg abwärts wachsende Rhizoid nach einiger Zeit sich in derselben Ebene ein zweites Mal, eventuell selbst ein drittes Mal abwärts krümmt" (HABERLANDT, 1889, S. 4/5). Über ganz ähnliche Beobachtungen berichtet BISCHOFF (1913, S. 10). Seine Marchantia-Rhizoide hatten allerdings schon nach einer zweimaligen Kniebildung ihre Maximallänge erreicht.

Wie lassen sich nun die durch die Lichtreizung verursachten wiederholten Kniebildungen verstehen? Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich den Verlauf der Lichtwachstumsreaktion heranziehe. Wir sahen in Kap. 14 einen wellenförmigen Verlauf der Lichtwachstumskurven angedeutet. Die zahlreichen Versuche, die BLAAUW für Phycomyces und Helianthus durchführte, zeigen diese Erscheinung klar und ausgeprägt. BLAAUW (1915, S. 507) gibt für Helianthus folgende Erklärung: „Man sieht auch hier, daß die plötzliche Zerstörung des Dunkelgleichgewichtes tief in das Zellleben eingreift, indem das Wachstum auf einmal stark verringert wird, daß darauf aber eine Antireaktion auftritt, welche die Verringerung immer mehr abschwächt. Dadurch hat der Zuwachs einen wellenartigen Verlauf." Und für Phycomyces (1918, S. 109). „Da die zwei gegenseitigen Reaktionen ... ein neues Gleichgewicht eingehen, ... werden die Wellen gedämpft ... und der Verlauf des resultierenden Wachstums wieder ruhiger und konstanter, obwohl

noch immer dieselbe Lichtintensität einwirkt. Und das ist gerade die wichtige Erscheinung der Anpassung an konstante Energiezufuhr."

Für die Rhizoide der Lebermoose und ihre Reaktionen ergäbe sich dementsprechend etwa folgendes Bild: Durch die Belichtung der dunkeladaptierten Zelle sinkt nach 30 bis 45 Minuten die Wachstumskurve herab; nach der gleichen Zeit läßt sich eine Umbiegung der Rhizoidspitze bei Halbseitenbeleuchtung beobachten. Im Verlaufe der nächsten Stunde sinkt die Wachstumskurve weiter, die Krümmung verstärkt sich dementsprechend. Eine im Organismus ausgelöste Gegenkraft verursacht, daß die Wachstumskurve wieder zum Ausgangswert aufsteigt; das Rhizoid muß also gerade weiterwachsen, oder, falls die Kurve den ursprünglichen Wert übersteigt, sogar ein leichtes Zurückbiegen zeigen. Dies sich wiederholende, einem Ausgleich zustrebende Spiel der Kräfte und Gegenkräfte ist geeignet, einen wellenförmigen, immer ausgeglichener werdenden Verlauf der Wachstumskurve und die immer schwächer werdenden Kniebildungen zu erklären.

Im Anschluß an die Versuche mit Lebermoosrhizoiden wurden zum Vergleich noch entsprechende Experimente mit Chara-Haaren durchgeführt. Halbseitig mit Weißlicht beleuchtet, ließen sie trotz stundenlanger Beobachtung keine Reaktionen erkennen, sondern wuchsen gerade und unbeeinflußt in ihrer ursprünglichen Richtung, also beständig von der Licht-Schatten-Grenze halbiert, weiter. Diese Feststellung war nach den Ergebnissen der Lichtwachstumsreaktionen vorauszusagen und bestätigt abermals die Unfähigkeit der Chara-Rhizoide, Helligkeitsunterschiede wahrzunehmen.

Kap. 19. Feststellung der lichtempfindlichen Zone.

Ich habe bis jetzt immer als selbstverständliche Voraussetzung angenommen, daß nur die Spitze der Haare reizaufnahmefähig ist. Diese Annahme erscheint von vornherein durchaus berechtigt, da ja aus den Messungen von HABERLANDT (1889) hervorgeht, daß lediglich sie allein wachstumsfähig ist. Natürlich durfte man sich nicht auf die bloße Annahme verlassen, sondern es war nun genau festzustellen, wo die reizempfindliche Zone liegt, und wie weit sie reicht. Das ließ sich durch eine sinngemäße Anwendung der Spaltmethode (vgl. Kap. 17) leicht ermitteln. Zu diesem Zweck erfolgte die Spaltabbildung auf dem Rhizoid in zweierlei Weise:

Entweder wurde nur ein verschieden langer Bezirk der kalottenförmigen Spitze halbiert beleuchtet, während das übrige Rhizoid sich im Dunklen befand (Abb. 26 a).
Oder ich beleuchtete das Rhizoid halbseitig unter Ausschluß eines in der Dunkelheit wachsenden Spitzenstückes (Abb. 26 b).

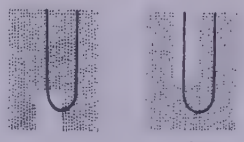


Abb. 26.
Beleuchtung der Rhizoidspitzen bei den Versuchen zur Feststellung der lichtempfindlichen Zone. Nähere Erklärung im Text.

Da die Dicke der Rhizoide stark wechselt, hätte es keinen Sinn gehabt, die verdunkelte, bzw. erhellte Zone der Spitze in Mikra auszudrücken. Um zu vergleichbaren Werten zu kommen, war es notwendig, die in Frage kommenden Stücke in Relativwerten anzugeben. Als Einheit wählte ich die Dicke des jeweiligen Haares. Eine Zone von 100 % umfaßt also jenes Stück der Rhizoidspitze, das ebenso lang ist, wie das Rhizoid breit ist.

Bei diesen Experimenten mußte also immer die Lage der Spitze genau festgestellt werden können, auch wenn sie im „Dunklen" lag. Der in Kap. 17 erwähnte Vertikalilluminator, der das ganze Gesichtsfeld mit phototropisch unwirksamem Licht (OG 2) erhellte, ermöglichte ein fehlerfreies Ablesen und Einstellen. Die Versuche lieferten folgende bemerkenswerte Ergebnisse:

Reichte die Halbseitenbeleuchtung nur bis zu 86 % unterhalb der Spitze (Abb. 26 B), so traten trotz längster Beobachtungszeiten keine wahrnehmbaren Reaktionen auf. Die Haare wuchsen gerade und ungestört weiter. Die Spaltabbildung wurde dabei in möglichst gleichem Rhythmus mit der Verlängerung des Rhizoids nachgerückt, so daß der belichtete oder unbelichtete Bereich der Spitzenkalotte gleich groß blieb. Ferner erfolgte keine Umkrümmung, wenn man die Kalotte nur in einer schmalen Randzone von 20 % halbiert beleuchtete. Dagegen traten schon nach 30 bis 45 Minuten deutliche Umkrümmungen auf, wenn im Falle: Abb. 26 a die halbseitige Spitzenbeleuchtung 30 % betrug oder im Falle: Abb. 26 b das Rhizoid unter Ausschluß von nur 76 % der Spitze dem Licht halbseitig ausgesetzt war. Durch ständiges Nach-

rücken des Spaltbildes erhält man schließlich Reaktionen, wie sie auch bei einer sich über das ganze Rhizoid erstreckenden, geteilten Hell-Dunkel-Beleuchtung beobachtet werden können.

Die Versuche lehrten also, daß die lichtempfindliche Zone allein in der Spitze des Rhizoids, in einem Gebiet zwischen 20 bis 86 Prozent, liegt. Phototropische Krümmungen können niemals beobachtet werden, wenn man dieses Gebiet verdunkelt und die übrige Zelle halbseitig bestrahlt.

HABERLANDT (1889, S. 3) untersucht die Wachstumsvorgänge bei diesen Wurzelhaaren. Seiner Arbeit ist zu entnehmen, daß nur eine Zone von 13, resp. 10 μ im Längenwachstum begriffen ist. Da die Dicke der Wurzelhaare durchschnittlich 15 μ betrug, so ergibt sich, daß die lichtempfindliche und die wachstumsfähige Zone weitgehend zusammengefallen — bis auf die äußerste Spitzenkalotte von 20 Prozent, in der das Wachstum vermutlich erst ganz schwach einsetzt. Ob die letzte Annahme zutrifft, muß noch durch eine erneute genauere Untersuchung der Wachstumsverteilung festgestellt werden. Hier ist also wie bei Phycomyces das Licht nur wirksam in einem Bereich, wo die Zellwand gebaut wird (BLAAUW 1915, S. 115).

H. Schlußbetrachtungen.

Kap. 20. Rückschau und Ausblick.

Die in den vorausgehenden Kapiteln mitgeteilten Einzelergebnisse lassen sich zwanglos zu einem in sich geschlossenen und schon ziemlich abgerundeten Bilde zusammenfügen, das eine einheitliche Erklärung aller Reaktionen ermöglicht, die von den Rhizoiden infolge von Beleuchtung ausgeführt werden. Den Schlüssel liefert die Erkenntnis, daß das Wachstum der Rhizoide durch Belichtung gehemmt wird. Unterliegen alle Flanken der gleichen Beleuchtung, oder sind wenigstens alle einander diametral gegenüberliegenden Flanken paarweise gleich stark beleuchtet, so tritt keine Krümmung, sondern nur eine vorübergehende Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit ein, d. h. eine negative Lichtwachstumsreaktion (Kap. 14 u. 15). Eine phototropische Krümmung kommt immer dann zustande, wenn gegenüberliegende Flanken verschieden stark beleuchtet sind und der Beleuchtungsunterschied groß genug ist. In Wasser wachsende und einseitig beleuchtete Rhizoide zeigen in der Regel keine phototropischen Krümmungen (Kap. 11). Das dürfte — ähnlich wie

bei den entsprechenden Versuchen BUDERs mit Phycomyces — darauf zurückzuführen sein, daß infolge einer zu geringen Verschiedenheit der Brechungsindices von Wasser und Zellinhalt die Lichtstrahlen gegen die Hinterwand nur wenig konvergieren und daher der Beleuchtungsunterschied zur Erzielung einer Krümmung nicht ausreicht. Aus dem Ausbleiben einer Krümmung in diesen Fällen darf also nicht auf eine phototropische Unempfindlichkeit geschlossen werden. Daß die Rhizoide auch hier lichtempfindlich sind, geht aufs eindrucksvollste aus den nach dem Vorgange von BUDER durchgeführten Versuchen mit Halbseitenbeleuchtung (Kap. 18) hervor, wo eine phototropische Krümmung senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes erfolgt. — Die gewöhnliche phototropische Reaktion in Luft wachsender Rhizoide kommt durch Linsenwirkung zustande. Die Hinterflanke wird infolge der konvergenten Strahlen stärker beleuchtet als die vordere und daher im Wachstum stärker gehemmt. In Paraffinum liquidum wird aus der Konvex- eine Konkavlinse (BUDER 1920), und infolge der divergenten Strahlung die Hinterflanke schwächer beleuchtet als die vordere. Das muß bei unserem Objekt zu einer positiven Krümmung führen.

Als Sitz der Empfindlichkeit wurde eine schmale Zone an der Spitzenkalotte ermittelt, die sich weitgehend mit der früher von HABERLANDT angegebenen Wachstumszone deckt. Das Licht scheint also irgendwie in das Membranwachstum selbst einzugreifen, hier im Sinne einer Hemmung, bei Phycomyces im Sinne einer Förderung, während bei Chararhizoiden ein solches „photochemisches Glied" in dem Komplex der Wachstumsvorgänge offenbar fehlt: Hier gibt es weder eine Lichtwachstumsreaktion noch irgend eine phototropische Krümmung, weder in Luft, noch in Wasser, noch in Paraffin, noch bei Halbseitenbeleuchtung. Soweit stimmen also alle Ergebnisse miteinander überein und decken sich weitgehend mit der von BLAAUW 1914 aufgestellten Hypothese.

Damit ist die unerläßliche Grundlage für weitere Untersuchungen gewonnen, die bereits in Angriff genommen sind. Sie erstrecken sich auf die Frage, wie groß die Helligkeitsdifferenz auf antagonistischen Seiten sein muß, um eine Krümmung des Rhizoids herbeizuführen, was sich mit Hilfe der in Kap. 17 beschriebenen Methodik bequem feststellen läßt. Erst durch diese Ergebnisse im Zusammenhang mit der Kenntnis des Brechungsindex der Rhizoidspitze und des Strahlenganges wird sich auch die noch offene Frage entscheiden lassen, ob für die phototropischen

Reaktionen der einzelligen Organe lediglich die Beleuchtungsverhältnisse der Wände und der unmittelbar angrenzenden Plasmaschicht maßgebend sind, oder ob man, wie es z. B. CASTLE (1935) versucht hat, dafür die Gesamtheit des Plasmas in der Spitzenregion heranziehen muß.

Ebenso bleibt noch genauer aufzuklären das wechselnde Verhalten in Wasser befindlicher Rhizoide, die von einer Seite her beleuchtet werden. Neben dem Geradebleiben, das wir oben als Normalfall hingestellt haben, treten ja — bei Marchantia seltener, bei Lunularia häufiger — ausgeprägte, negative Krümmungen auf. Erst weitere, eingehende Versuche und Messungen können die Entscheidung darüber bringen, welche der in Kap. 11 c diskutierten Möglichkeiten in Wirklichkeit zutreffen. Ebenso müssen noch im einzelnen die Bedingungen ermittelt werden, unter denen sich die Brutknospen im Brutbecher entwickeln müssen, um später Rhizoide der einen oder der anderen Reaktionsart hervorzubringen. — Alle diese Aufgaben sind schon in Angriff genommen; über das Ergebnis der einschlägigen Versuche wird eine spätere Arbeit berichten.

Kap. 21. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Im Anschluß an unveröffentlichte Vorarbeiten BUDERs wurden Methoden ausgearbeitet, die es erlauben,

   erstens die Rhizoide der Lebermoose so zu kultivieren, daß ihr Wachstum und ihre Krümmungen bequem und ohne Störung bei schwächeren und stärkeren Vergrößerungen in Luft, Wasser und Paraffinum liquidum beobachtet werden können (Kap. 4 u. 12),

   zweitens die winzigen Organe in beliebiger Weise sicher und genau partiell zu belichten, was für die genauere Untersuchung ihres Phototropismus eine unerläßliche Notwendigkeit ist.
2. Für in Luft wachsende Rhizoide kann ein Schwellenwert der Beleuchtungsstärke festgestellt werden, der sowohl bei Lunularia als auch bei Marchantia rund 6 spez. MK beträgt (Kap. 6).
3. Verantwortlich für die phototropischen Krümmungen sind die kurzwelligen Strahlen bis zu 470—497 mμ. Wellenlängen von 497 mμ an erweisen sich selbst bei Benutzung verhältnismäßig hoher Lampenintensitäten als wirkungslos. Durch die Verwendung von Sonnenlicht wird der Schwellenwert der spektralen Empfindlichkeit etwas weiter nach dem langwelligen Teile des

Spektrums verschoben und kommt ungefähr zwischen 497 und 524 mμ zu liegen. Hiernach müssen die oft zitierten Angaben WEINERTs, daß die Rhizoide für Rot empfindlich, für Blau unempfindlich seien, als unzutreffend zurückgewiesen werden. Die spektrale Empfindlichkeit der Haare in Luft, Wasser und Paraffin ist grundsätzlich gleich (Kap. 8, 9, 10, 11).

4. Die auf den Lichtreiz ansprechende Zone ist auf die Spitze der Rhizoide beschränkt, etwa auf die gleiche Zone, die nach HABERLANDT (1889) allein wachstumsfähig ist (Kap. 19).
5. Die Lebermoosrhizoide weisen eine ausgeprägte negative Lichtwachstumsreaktion auf. 30 bis 45 Minuten nach der Beleuchtung dunkeladaptierter Haare sinkt die Wachstumskurve herab, um nach einiger Zeit trotz anhaltender Belichtung wieder anzusteigen. Der Ausgangspunkt kann erreicht oder auch überschritten werden. In länger ausgedehnten Versuchen deutet sich ein weiterer wellenförmiger Verlauf der Wachstumskurve an. Versuche mit kurzfristiger Beleuchtung zeigen entsprechende Ergebnisse; der Wachstumsverlust ist hier jedoch geringer als bei Dauerbelichtung (Kap. 14).
6. Durch halbseitige Beleuchtung der in Wasser wachsenden Rhizoidspitzen (weiß/dunkel, blau/dunkel, weiß/rot) ist es möglich, Krümmungen senkrecht zum Einfall des Lichtes zu erzwingen auch bei Material, das bei der üblichen einseitigen Beleuchtung in Wasser keine phototropischen Reaktionen zeigt. Gleich starke Krümmungen erhält man, wenn nur ein schmaler Randstreifen des Rhizoids ($^1/_5$ seiner Breite) mit phototropisch wirksamem Licht beleuchtet wird und die übrigen $^4/_5$ im Dunkeln wachsen (Kap. 18).
7. Die phototropischen Krümmungen der Rhizoide in Wasser und Luft erfolgen sowohl bei Halbseitenbeleuchtung als auch bei der üblichen seitlichen Lichtzufuhr durch wiederholte Kniebildungen. Unter Zuhilfenahme der Ergebnisse der Lichtwachstumsreaktionen ist es möglich, diese Erscheinung zu erklären (Kap. 18).
8. Das Entscheidende für das Zustandekommen der phototropischen Krümmungen bei durchsichtigen einzelligen Organen ist die Linsenwirkung der plasmaerfüllten Spitzenteile und die Lichtwachstumsreaktion:
   Phycomyces: Lichtwachstumsreaktion positiv.
   Krümmungen in Luft positiv, in Wasser keine, in Paraffin negativ.

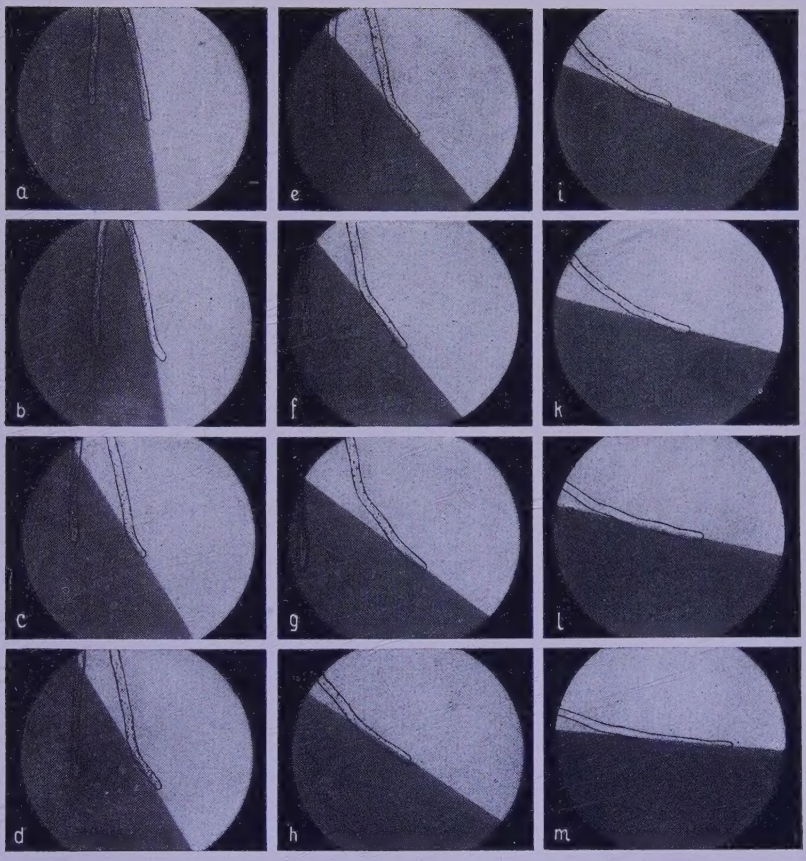
Lebermoosrhizoide: Lichtwachstumsreaktion negativ.
Krümmungen in Luft negativ, in Wasser keine oder negativ, in Paraffin positiv.
Chara-Rhizoide: Keine Lichtwachstumsreaktion.
Es können also in keinem Medium trotz Linsenwirkung phototropische Krümmungen auftreten.

Schrifttum.

ATKINS, G. A., 1936, The Effect of Pigment on Phototropic Response. Ann. of Bot. **50,** 197—218. — **BENECKE, W.,** 1903, Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata. Bot. Zeitg. **61,** 19—46. — **BISCHOFF, H., 1913,** Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoiden. Beih. Bot. Zentralbl. Abt. 1, **28,** 1—40. — **BLAAUW, A. H.,** 1914, Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. **6,** 641—703. — **Ders.,** 1915, Licht und Wachstum II. Zeitschr. f. Botanik, **7,** 465—532. — **Ders.,** 1918, Licht und Wachstum III. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool, Wageningen, **15,** 89—204. — **BUCH, H.,** 1922, Über den Photo- und Hydrotropismus der Lebermoorspflanzen. Översikt av Finska Vetenskaps soc. Förhandlingar, **64,** 1—79. — **BUDER, J.,** 1918, Die Inversion des Phototropismus. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **36,** 104—105. — **Ders.,** 1920, Neue phototropische Fundamentalversuche. Ber. d. Deutsch. bot Ges., **38,** 10—19. — **Ders.,** 1926, Einige Bemerkungen zur reizphysiologischen Methode und Technik. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., **44,** (6)—(9) und (43)—(51). — **Ders.,** 1932, Über die phototropische Empfindlichkeit von Phycomyces für verschiedene Spektralgebiete. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, **19,** 420—435. — **BULLER, A. H. R.,** 1934, Researches on Fungi. London, Vol. 6. — **CASTLE, E. S.,** 1933, The physical basis of the positive phototropism of Phycomyces, in Journ. Gen. Physiol. **17,** 41—66. — **BÜNNNING, E.,** 1937, Phototropismus und Carotinoide. Planta, **26,** 719—736. — **DU BUY, H. G.** und **NUERNBERGK, E. L.,** 1930, Über Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. Rec. des Trav. Bot. Neerlandais, **27,** 417—520. — **Ders.** 1932, Phototropismus und Wachstum der Pflanzen, I. Teil. Ergebn. d. Biol., **9,** 361—544. — **DACHNOWSKI, A.,** 1907, Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von Marchantia polymorpha L. Jahrb. f. wiss. Bot., **44,** 254—286. — **EHRING, L.,** 1934, Untersuchungen über die Wirkung des destillierten Wassers u. verschiedener Salze auf das Wachstum von Lebermoosen. Dissertation Münster i. Westf. — **FITTING, H.,** 1935, Untersuchungen über die Induktion der Dorsiventralität bei den keimenden Brutkörpern von Marchantia und Lunularia. I. Die Induktoren und ihre Wirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot., **82,** 333—376. — **Ders.,** 1936, Desgl. II. Die Schwerkraft als Induktor der Dorsiventralität. Jahrb. f. wiss. Bot., **82,** 696—740. — **Ders.,** 1937, a) Desgl. III. Das Licht als Induktor der Dorsiventralität. Jahrb. f. wiss. Bot. **85,** 169—242. — **Ders.,** 1937, b) Desgl. IV. Das Substrat als Induktor der Dorsiventralität. Jahrb. f. wiss. Bot. **85,** 243 bis 266. — **Ders.,** 1938, Desgl. V. Die Umkehrbarkeit der durch Außenfaktoren

induzierten Dorsiventralität. Jahrb. f. wiss. Bot. **86**, 107—227. — **FÖRSTER, K.**, 1927, Die Wirkung äußerer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei Marchantia polymorpha. Planta **3**, 325—390. — **GERTZ, O.**, 1918, Anomalier hos rhizoiderna a groddknoppar af Lunularia cruciata L. Bontan. Notiser, 141—150. — **Ders.**, 1926, Zur Physiologie der Rhizoidenbildung bei den Brutkörpern von Lunularia cruciata. Lunds Univ. Arsskrift, N. F. **22**, 1—62. — **GOEDECKE, F.**, 1935, Über das Zusammenwirken der Richtungsfaktoren bei Marchantia polymorpha. Planta **24**, 130—153. — **GÖTZE, H.**, 1919, Hemmung und Richtungsänderung begonnener Differenzierungsprozesse bei Phycomyceten. Jahrb. f. wiss. Bot. **58**, 337—405. — **GRASER, M.**, 1919, Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Sporangienträger von Phycomyces nitens. Diss. Würzburg. — **HABERLANDT, G.**, 1889, Über das Längenwachstum und den Geotropismus der Rhizoiden von Marchantia und Lunularia. Österr. botan. Zeitschr. **39**, 1—6. — **Ders.**, 1914, Zur Entwicklungsphysiologie der Rhizoiden. Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss., Physik.-math. Cl. 384—401. — **LANGER, H.**, 1919, Zur Kenntnis der tropistischen Krümmungen bei Lebermoosrhizoiden. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **37**, 262—272. — **LILIENSTERN, M.**, 1927, Physiologisch-morphologische Untersuchungen über Marchantia polymorpha L. in Reinkultur. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. **45**, 447—453. — **MIRBEL, M.**, 1835, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha. Mém. de l'acad. roy. des sciences de l'instit. de France **13**, 337—436. — **PFEFFER, W.**, 1871, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arbeit. d. Bot. Inst. Würzburg **1**, 77—98. — **Ders.**, 1885, Zur Kenntnis der Kontaktreize. Untersuchungen aus dem Botan. Inst. Tübingen, **1**, 483—535. — **SCHOENE, K.**, 1906, Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Flora **96**, 276—321. — **SCHRAMMECK, J.**, 1934, Untersuchungen über die Phototaxis der Purpurbakterien. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **22**, 314—380. — **SOKOLOWA, C.**, 1897, Über das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden. Bull. de la Soc. Imp. des naturalistes de Moscou, N. S., **11**, 1—111. — **STAMEROFF, K.**, 1897, Zur Frage über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. Flora **83**, 135—159. — **STEPHAN, J.**, 1928, Der Einfluß von Lichtqualität und -quantität (einschl. Ultrarot) auf das Wachstum der Brutkörper von Marchantia polymorpha. Planta **6**, 510—518. — **TOLLENAAR, D.**, 1923, Dark Growth-responses. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, **26**, 378—389. — **VÖCHTING, H.**, 1885, Über die Regeneration der Marchantieen. Jahrb. f. wiss. Bot. **16**, 367—414. — **WEINERT, H.**, 1909, Untersuchungen über Wachstum und tropistische Bewegungserscheinungen der Rhizoiden thallöser Lebermoose. Botan. Zeitg. **67**, 1—31. — **WIECHULLA, O.**, 1932, Beiträge zur Kenntnis der Lichtwachstumsreaktionen von Phycomyces. Beitr. zur Biol. d. Pflanzen, **19**, 371—419. — **ZIMMERMANN, A.**, 1882, Über die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantienthallus. Arb. d. Bot. Inst. Würzburg, **2**, 665—669.

Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität in Breslau.



M. Dassek, Phototropismus der Lebermoosrhizoide.

Abb. 24.

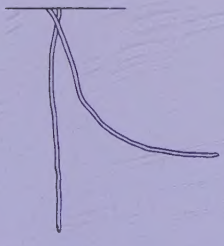


Abb. 25.

Abb. 24 und 25. Phasen der Krümmung eines Lunularia-Rhizoids bei Halbseitenbeleuchtung. Die Grenzlinie wurde alle Stunden dem sich krümmenden Rhizoid nachgedreht. Vgl. Text S. 190. — Abb. 24 a 15 Uhr, b u. c 16 Uhr, d. u. e 17 Uhr, f 18 Uhr, g 19 Uhr, h 20 Uhr, i 21 Uhr, k 22 Uhr, l 24 Uhr, m 1 Uhr. — Abb. 25 Übersichtsbild bei schwächerer Vergrößerung am Ende des Versuches um 2 Uhr.

Lebenslauf.

Am 17. Februar 1914 wurde ich in Breslau geboren. Nach einjährigem Besuche der Volksschule in Breslau trat ich 1921 in Beuthen O.-S., wo mein Vater August Dassek als Kaufmann tätig ist, in die Deutsche Oberschule ein. Nach bestandener Reifeprüfung studierte ich an den Universitäten Berlin und Breslau Botanik, Zoologie, Mathematik, Physik und Philosophie. Meine akademischen Lehrer waren folgende Herren Professoren und Dozenten:

In Berlin: Bieberbach, Deegener, Henning, Herter, Keller, Markgraf, Erhard Schmidt, v. Wettstein, Wichmann und Frau Prof. Schiemann.

In Breslau: Baur, Bergmann, Buder, v. Eickstedt, Faust, Feigl, Goetsch, Groß, Hoheisel, Kühnemann, Laske, Pax, Rademacher, Radon, Schaede, Schaefer, Schmeidler, Senftleben, Steubing, Suhrmann, Winkler, Wunder.

Ihnen allen fühle ich mich zu bleibendem Danke verpflichtet, ganz besonders aber Herrn Prof. Buder, der die vorliegende Arbeit anregte und leitete, und den Herren Professoren Feigl und Pax.

Im Juli 1937 arbeitete ich am Deutsch-Italienischen Institut für Meeresbiologie in Rovigno d'Istria, im August 1938 am Ozeanographischen Institut in Split. Den Direktoren dieser Forschungsstätten, Herrn Prof. Dr. Steuer (Rovigno) und Herrn Dr. Herzegowitsch (Split), möchte ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aussprechen für die Gastfreundschaft, die sie mir gewährten.

Margarete Dassek.